Vergleichende Untersuchungen über die Stärkezellen im Stengel der Dicotyledonen

von

Dr. Franz Tondera.

(Mit 3 Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung vom 11. November 1909.)

Einleitung.

Es ist eine bekannte Erscheinung, daß an der Innenseite der primären Rinde, entweder am inneren Rande des Chlorophyllparenchyms oder im chlorophyllfreien Parenchym, während des Wachstums des Stengels zahlreiche stärkeführende Zellen zum Vorschein kommen. Besonders zeichnet sich die Klasse der Dicotyledonen durch das Vorkommen der Stärkekörner aus. Nur einige Familien dieser Klasse, wie *Ranunculaceae, Papaveraceae, Fumariaceae* entbehren stärkeführender Zellen in der Rinde; in anderen Familien sind nur einzelne Arten ohne Stärkezellen zu finden. Die Verteilung der Stärkezellen weist sehr große Verschiedenheit auf: in gewissen Familien sind dieselben regellos zerstreut, in anderen bilden sie größere oder kleinere Gruppen, in den meisten dagegen sind sie zu einem geschlossenen Ringe verbunden, der gewöhnlich einschichtig ist und sich an den Festigungsring im Pericykel oder an den Siebbündelring anlehnt. Die letztere Form der Stärkezellgruppierung wurde als Stärkescheide bezeichnet.

Die funktionelle Bedeutung dieser Zellen wurde sehr verschieden aufgefaßt. Sachs nahm an, daß die Stärkescheide eine lokalisierte Leitungsbahn bildet, indem die den Gefäßbündeln benachbarten Zellen mit der Leitung der stickstoff-

losen Bildungsstoffe betraut sind.[1] In den Zellen einer aktiven Leitungsbahn können aber die Stärkekörner nicht angehäuft werden; jede Anhäufung setzt nämlich eine Speicherungstätigkeit voraus. Die Aufspeicherung von Stärkekörnern ist aber mit der Fortleitung der Stärke unvereinbar. Pfeffer äußert deswegen die Ansicht, daß die Stärkezellen im Dienste der Siebbündel arbeiten, d. h. für dieselben zur Zeit des Überflusses Stoffe anhäufen, um sie fernerhin an die Siebbündel zur weiteren Beförderung zurückzugeben.[2] Diese Annahme könnte aber nur für die Fälle gelten, wenn die Stärkezellen an die Siebteile angrenzen. Es gibt dagegen zahlreiche Pflanzenfamilien, in denen die Stärkekörner am Umfange des Sclerenchymringes auftreten (Taf. II, Fig. 1, 3), die Wechselbeziehung zwischen den Siebbündeln und den Stärkezellen ist bei derartigem Stengelbau ausgeschlossen.

Man hat wiederholt die Stärkescheide des Stengels mit der Endodermis der Wurzel verglichen, somit mit der Zellschichte, die zwischen dem Rindenparenchym und dem Pericykel in den Wurzeln auftritt. Gérard ist der Ansicht, daß die Stärkescheide eine Fortsetzung der Endodermis bildet, nur die charakteristischen Merkmale der letzteren gehen der Stärkescheide ab.[3] Anläßlich der Untersuchungen über den Pericykel hat aber Fischer nachgewiesen, daß dies nicht allgemein anzunehmen ist. Dieser Forscher hat auch darauf hingewiesen, daß die Stärkescheide nicht mit den Siebbündeln, sondern vielmehr mit dem mechanischen Gewebe des Stengels im engen Zusammenhange steht; daß nämlich das Wachstum dieses Gewebes eine auffallende Abhängigkeit von den Stärkezellen aufweist.[4]

Eine andere Auffassung der physiologischen Bedeutung der Stärkezellen, die vor einigen Jahren auftauchte, will dieselben mit den geotropischen Erscheinungen in Wechsel-

---

[1] J. Sachs, Über die Leitung plastischer Stoffe durch verschiedene Gewebeformen. Flora 1863.

[2] W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1897, Bd. I, p. 586.

[3] R. Gérard, Recherches sur le passage de la Racine à la Tige. Paris 1881.

[4] H. Fischer, Der Pericykel in den freien Stengelorganen. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 35, p. 14—15.

beziehung bringen. Sachs, der im Laufe seiner unzähligen Versuche eine einheitliche Erklärung für die geetropischen Krümmungen des Stengels und der Wurzel auf Grund der Schwerkraft nicht zu finden vermochte, äußerte die Vermutung, daß die geotropischen Krümmungen zwar durch die Schwerkraft hervorgerufen werden, daß aber dabei noch die innere Organisation des Pflanzenorgans mitwirkt. Diese bestimmt erst die Art der Reaktion und veranlaßt, daß unter der Einwirkung der Schwerkraft die Wurzel nach unten, der Stengel nach oben sich krümmt.[1] Nach Sachs kommt somit der Schwerkraft nur die Bedeutung des Reizes zu, auf welchen erst das Plasma entsprechend reagiert.

Dieser Gedanke mußte aber, wenn er in der Wissenschaft Aufnahme finden sollte, durch irgendwelche Erscheinungen begründet werden. Es mußte sowohl im Stengel als auch in der Wurzel ein inneres Organ aufgefunden werden, in welchem die engere Beziehung zwischen der Schwerkraft und dem Plasma stattfindet. Bei der Beobachtung der Stärkezellen hat sich herausgestellt, daß die Stärkekörner, besonders wenn sie größer und schwerer werden, auf die untere Zellwand sinken. Steht ein Stengel vertikal, so fallen die Stärkekörner auf die Zellwände, die alle zur Achse des Stengels senkrecht stehen; wird aber der Stengel horizontal gelegt, dann sinken die Stärkekörner auf die Tangentialwände, und zwar in der unteren Stengelhälfte auf die äußere, in der oberen auf die innere Tangentialwand. Sowohl die Beweglichkeit der Stärkekörner als auch der Umstand, daß dieselben in der Horizontallage des Stengels auf ungleichnamige Zellwände sinken, hat den Anlaß zur Aufstellung einer neuen Theorie des Geotropismus gegeben. Haberlandt[2] und Němec[3] haben nämlich beinahe

---

[1] J. Sachs, Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile. Arb. d. Bot. Inst. Würzburg II, 1878.

[2] G. Haberlandt, Über die Statolithenfunktion der Stärkekörner. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. XX, 1902. — Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Jahr. f. w. Bot. Bd. 37, 1903 — Bemerkungen zur Statolithentheorie. Daselbst, Bd. 42, 1905.

[3] B. Němec, Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 17, 1900. — Die Perzeption des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Ebenda Bd. 20, 1902.

gleichzeitig auf Grund eigener Untersuchungen die Stärkekörner als Statolithen, die Stärkezellen als Statocysten erklärt, somit die Stärkescheide als den Sitz des geotropischen Perzeptionsvermögens in jungen orthotropen Organen aufgefaßt, und hierdurch zu Urhebern der Statolithentheorie geworden. Der Reiz, den die sinkenden Stärkekörner auf die Plasmahäutchen der Stärkezellen ausüben, soll — dieser Theorie zufolge — in der erdwärts orientierten Stengelhälfte eine Wachstumsförderung, in der oberen dagegen eine Wachstumshemmung hervorrufen, wodurch die Aufwärtskrümmung des Sprosses erzeugt wird.

Wie vorauszusehen war, hat die neue Hypothese ein lebhaftes Interesse in den wissenschaftlichen Kreisen erregt und viele Forscher zu eingehenden Untersuchungen in dieser Richtung veranlaßt. Die Anzahl der untersuchten Pflanzen wurde immer größer. Gelegenlich muß ich hervorheben, daß die Begründer der Statolithenhypothese ihre Anschauungen mit Zuhilfenahme der Pflanzenarten begründet haben, in denen die Stärkescheide zur typischen Entwicklung gelangt. Sie haben somit das günstigste Material gewählt. Als aber andere Forscher, wie Jost, Fitting, Fischer, verschiedene Pflanzenarten und zwar ohne Wahl untersuchten — Fischer hat hierzu sogar 100 Arten verwendet — hat sich herausgestellt, daß eine typische Stärkescheide nicht einmal in der Klasse der Dicotyledonen, wo sie am häufigsten zu finden ist, so allgemein vorkommt, wie es mit Rücksicht auf die geotropischen Erscheinungen zu erwarten wäre. Fischer hat nämlich nachgewiesen, daß die Anzahl der dicotyledonen Arten, welche eine Stärkescheide besitzen, bei weitem geringer ist, als der Arten, in denen dieselbe nicht nachweisbar ist.

In dieser Sachlage haben die Begründer der Hypothese durch weitere Untersuchungen und Experimente ihre Anschauungen gegen die Angriffe der Gegner aufrechtzuhalten versucht. Dabei trat aber bald bei beiden Autoren eine auffallende Divergenz in der ursprünglich beinahe einheitlichen Auffassung der Grundlagen der Hypothese zutage. Während nämlich Haberlandt in der Erklärung der geotropischen Erscheinungen sich weiter ausschließlich auf die Reizungswirkung der sinkenden Stärkekörner stützt, erachtet Němec das Fehlen der

Stärkekörner im Stengel als Nebensache. In einer späteren Arbeit gibt zwar Haberlandt in bezug auf Fischer Untersuchungen zu,[1] daß sich in gewissen Pflanzenarten keine Stärkescheide nachweisen läßt, sucht aber in denselben, wenn auch in den Markstrahlen, Stärkezellen mit labilen Stärkekörnern auf, welche als Ersatzstatocysten fungieren sollen. In vielen Arten dagegen, in denen nach Fischer die Stärkescheide fehlt, soll dieselbe Haberlandt beobachtet haben. Němec fand auch in einigen Arten der Familie *Cucurbitaceae* sinkende Stärkekörner,[2] in welchen ich während meiner Untersuchungen keine bewegliche Stärke beobachten konnte. Diese Widersprüche der Ergebnisse, die kaum auf Beobachtungsfehler zurückzuführen wären, da die mit Jodlösung tingierten Stärkekörner ein äußerst günstiges Untersuchungsobjekt bilden, haben mich angeregt, eine größere Anzahl Pflanzenarten — über 300 Arten vornehmlich aus der Dicotyledonenklasse — auf Stärkescheide eingehend zu untersuchen. Ich wollte nämlich die Ursache der Mißverständnisse respektive der nichtübereinstimmenden Befunde aufdecken. Meine Aufgabe wurde aber mit der Zeit erweitert, nachdem ich mich im Laufe der Untersuchungen an zahlreichen Arten überzeugt habe, daß je mehr Arten ich untersuchte, um so klarer mein Einblick in die inneren Verhältnisse der Stärkezellen wurde.

Die Untersuchungen habe ich derart ausgeführt, daß ich aus verschiedenen Höhen aller untersuchten Arten Quer- und Längsschnitte herstellte und dieselben, nachdem sie mit Jodlösung tingiert worden sind, unter dem Mikroskope untersuchte. Bald habe ich dabei bemerkt, daß die anatomischen Verhältnisse, welche in den Zellen der Stärkescheide eines blühenden oder fruchttragenden Stengels auftreten, mit dem Verhalten dieser Zellen in einem noch knospenlosen Stengel nicht übereinstimmen. Dieser Umstand hat mich veranlaßt, jede Art in verschiedenen Entwicklungsstadien zu untersuchen, wobei ich nicht nur die Veränderungen, welche im Laufe der Entwicklung der Stärkezellen vorkommen, feststellen konnte,

---

[1] G. Haberlandt, Zur Statolithentheorie des Geotropismus, p. 452—455.

[2] B. Němec, Die Stärkescheide der Cucurbitaceen.

sondern auch die Ursache dieser Veränderungen zu erforschen suchte. Zu letzterem Behufe habe ich auch eine große Anzahl Versuche angestellt, in welchen durch äußere Eingriffe der Entwicklungslauf der Stärkezellen beeinflußt wurde. Mit Hilfe dieser Versuche habe ich auch die Wechselbeziehung der Stärkezellen zu den benachbarten Geweben feststellen können. Eine eingehende Erörterung der Ergebnisse meiner Untersuchungen werde ich in weiteren Artikeln darlegen, vorläufig will ich nur diese Ergebnisse insoweit berücksichtigen, als dieselben zur Aufklärung der bisherigen Mißverständnisse in bezug auf das Auftreten der Stärkezelle dienen können und einen kritischen Blick auf die Statolithenhypothese gewähren.

Die erste Beobachtung von Belang, die bei der Untersuchung einer größeren Anzahl Arten auffällt, ist, daß die Stärkezellen nur eine gewisse Zeit ihre Stärkekörner behalten. Mit dem Alter büßen sie zuerst ihren Plasmainhalt, nachher auch ihre Stärkekörner ein, so daß sie schließlich völlig inhaltsleer werden. Durch diese Eigenschaft heben sich die Stärkezellen von den benachbarten Parenchymzellen auffallend ab. Dies kommt in den Arten derjenigen Pflanzenfamilien vor, welche eine ausgeprägte, geschlossene Stärkescheide ausbilden, besonders in der Unterklasse *Sympetalae*, wie *Labiatae, Rubiaceae, Compositae, Campanulaceae* (vgl. Taf. II, Fig. 6, 8, 12). Durch den fortschreitenden Verbrauch des Plasmas wird der innere Plasmabeleg der Zellwände so karg und dünnflüssig, daß die bisnun im Plasma schwebenden Stärkekörner auf die unterste Zellwand sinken (Taf. II, Fig. 8). Die Auszehrung der Stärkezellen ist somit die Ursache der Beweglichkeit der Stärkekörner. Hierin findet man die Lösung des Rätsels, welches noch für Fitting besteht, indem dieser Forscher schreibt: »Warum in den stärkehaltigen Zellen das Plasma so dünnflüssig ist, wissen wir nicht.«[1] Überflüssig ist es auch, in diesem Falle ein größeres spezifisches Gewicht der Stärkekörner in den Zellen der Stärkeschichte anzunehmen, wie dies Haberlandt[2] tut, um die Beweglichkeit der Stärkekörner zu erklären.

---

[1] H. Fitting, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang, p. 389.

[2] G. Haberlandt, Bemerkungen zur Statolithentheorie, p. 329.

Es genügt, an einer längeren Strecke eines blühenden Sprosses von *Galium Mollugo* oder *Campanula patula,* von der Sproßspitze ausgehend, die Veränderungen der Stärkezellen zu verfolgen, um sich bald zu überzeugen, wo die Ursache der Beweglichkeit der Stärkekörner dieser Zellen zu suchen ist.

An einem Längs- oder Querschnitte, welcher aus dem unteren Teile des Stengels einer krautigen Pflanze hergestellt ist, sind meist die Zellen der ursprünglichen Stärkescheide vollkommen inhaltsleer. Dies sieht man z. B. an den Querschnitten von *Galium verum* (Taf. II, Fig. 12). Bei der Untersuchung der Stengelschnitte verschiedener Pflanzen, besonders aber der krautigen Arten, macht man die zweite Beobachtung, daß die Schnelligkeit, mit welcher die Auszehrung der Stärkezellen fortschreitet für verschiedene Pflanzenarten auch im Bereiche derselben Familie verschieden ist; in derselben Art dagegen hängt sie von dem Entwicklungsstadium des Sprosses ab.

In jungen Entwicklungsstadien, und zwar solange die Sprosse noch keine Knospen besitzen, gehen die Veränderungen im Innern der Stärkezellen langsam vor sich, so daß gewöhnlich der ganze Stengel in der Rinde Stärkekörner aufweist. Seit der Zeit aber, als die Knospen sich auszubilden beginnen, besonders wenn der Blütenstand aus zahlreichen Blüten zusammengesetzt ist, erfolgt die Entleerung der Stärkezellen sehr rasch, ein Umstand, welcher beweist, daß die plastischen Stoffe dieser Zellen bei der Bildung des Blütenstandes verwendet werden. So fand ich in knospenlosen Sprossen von: *Geum urbanum*, *Sinapis arvensis*, *Sisymbrium Sophia, Eritymum Cheiranthoides, Anchusa officinalis*, *Galium silvaticum* in der ganzen Höhe des Stengels stärkeführende Zellen; im blühenden Stengel sind dieselben nur im obersten Drittel zu beobachten.

Auch der Standort der Pflanzen ist in bezug auf Stärkezellen von großer Bedeutung. An feuchten und schattigen Standorten wachsen die Stengel krautiger Arten sehr rasch in die Länge und legen dabei keinen starken Holzring an. Die Stärkekörner sind in derartigen Stengeln von der Sproßspitze bis zu der Basis zu finden. An sonnigen und trockenen Standorten bilden dieselben Arten einen starken Holzring aus, wobei

die plastischen Stoffe in großer Menge verbraucht werden; der Stengel weist dann nur unter der Spitze Stärkekörner auf.

Wenn man nun bedenkt, daß das Vorkommen der Stärkekörner nicht nur von der Pflanzenart, sondern auch vom Entwicklungsstadium der Pflanzen und vom Standorte derselben abhängig ist, wird man leicht einsehen können, daß die Befunde verschiedener Forscher bei derselben Pflanzenart sehr oft einander widersprechen müssen.

Die Beobachtung, daß die Stärkezellen in späterem Alter ihren Inhalt verlieren, hat Haberlandt gemacht, ohne sich aber in diese Sache näher einzulassen.[1] Dieser Forscher bemerkt auch richtig, daß Fischer in vielen Arten die Stärkescheide nicht auffinden konnte, weil er »offenbar vollständig ausgewachsene Stengelteile untersucht hat.«[2]

Es gibt zahlreiche Arten, in denen keine Spur von Stärkezellen an der inneren Rindengrenze auch in ganz jungen Entwicklungsstadien nachzuweisen ist. Hierher gehören ganze Pflanzenfamilien, wie: *Ranunculaceae, Papaveraceae, Fumariaceae*, mit den von mir untersuchten Arten: *Isopyrum thalictroides, Nigella Damascena, N. aristata, Aquilegia vulgaris, Delphinium consolida, Aconitum Napellus, Anemone nemorosa, Pulsatilla pratensis, Hepatica nobilis, Thalictrum flavum, T. angustifolium; Papaver somniferum, P. Rhoeas, P. dubium, Chelidonium majus; Corydalis cava, Fumaria parviflora, F. officinalis, Dicentra spectabilis.* Aus anderen Familien sind nur einzelne Arten ohne Stärkescheide anzuführen, wie: *Sisymbrium Thalianum, Vaccaria pyramidata, Silene nutans, Potentilla Formentilla, Androsace septentrionalis.*

Für diese Arten findet somit die Statolithenhypothese keine Anwendung. In gewissen Arten, die keine Stärkescheide ausbilden, weist Haberlandt auf Stärkezellen in primären Markstrahlen, die bewegliche Stärkekörner enthalten und als Ersatzstatocysten fungieren sollen. Diese Bemerkung betrifft die Arten: *Fumaria officinalis, Chelidonium majus, Thalictrum flavum, Papaver orientale.*[3] In allen diesen

[1] G. Haberlandt, Über die Perzeption des geotropischen Reizes, p. 264.

[2] Idem, Zur Statolithentheorie des Geotropismus, p. 451.

[3] G. Haberlandt, Zur Statolithentheorie des Geotropismus, p. 455—6.

Arten treten die beweglichen Stärkekörner der vermeintlichen Statocysten innerhalb des Sclerenchymsringes auf, der im Pericykel stark entwickelt ist. (Vgl. Taf. I, Fig. 9; Taf. III, Fig. 7.) Ihre Einwirkung auf das Rindenparenchym, das tätige Gewebe bei geotropischen Krümmungen, ist bei derartigem Stengelbau ausgeschlossen.

Übrigens bilden die Annahmen der Statolithenhypothese, besonders die Differenzierung der Reaktion, derzufolge: *a)* nur die Plasmahaut empfindlich ist, *b)* die Reizung derselben an der äußeren Tangentialwand eine Wachstumsförderung auslöst, *c)* an der inneren dagegen eine Wachstumshemmung erzeugt — eine Reihe von unbegründeten Vermutungen. Die darauf bezüglichen Erwägungen veranlaßten denn auch Fitting, daß dieser Forscher die der ganzen Theorie zugrunde liegende Annahme, daß nur die Plasmahaut, nicht der ganze Plasmainhalt der Zelle empfindlich ist, als unerwiesen in Frage stellt und die ganze Beweisführung ein Bauen von Hypothesen auf Hypothesen nennt.[1]

Schon der Umstand, daß in dem Vorkommen der Stärkezellen, wie schon hervorgehoben, eine große Verschiedenheit sich beobachten läßt, daß nämlich das Vorkommen derselben sowohl von der Pflanzenart, als auch vom Entwicklungsstadium und vom Standorte der Pflanze abhängig ist, läßt die Annahme des Zusammenhanges zwischen der Labilität der Stärkezellen und den geotropischen Krümmungen sehr bedenklich erscheinen. Der Zweifel wird noch durch das Vorhandensein der Arten, denen die Stärkescheide abgeht, bekräftigt.

Man muß auch besonders beachten, daß das Vorkommen von Stärkekörnern in den Zellen der Stärkescheide ein Zeichen der begonnenen Auszehrung bildet, daß somit diese Zellen im Absterben begriffen sind. Einer absterbenden Zelle wird man aber kaum die Fähigkeit zumuten, einen Plasmabeleg von außergewöhnlicher Reizempfindlichkeit zu besitzen.

Die einzige Tatsache, die in der Statolithenhypothese als festgestellt — wenigstens für die Mehrzahl der Dicotyledonen — angenommen wird, ist die Korrelation zwischen dem

---

[1] H. Fitting, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang, p. 391.

Sinken der Stärkekörner und den geotropischen Krümmungen. Die Statolithenzone soll bei negativ geotropischen Organen oberhalb der Krümmungszone liegen.[1] Ich habe zahlreiche Versuche angestellt und gefunden, daß nur einige Arten, wie: *Geranium sanguineum*, *G. Phaeum*, *Lepidium Draba*, *L. ruderale*, *Berteroa incana*, *Aristolochia Clematitis* ausschließlich oberhalb der Krümmungen labile Stärkekörner aufweisen; in der Mehrzahl der untersuchten Arten habe ich aber sowohl oberhalb, besonders aber unterhalb der Krümmungszone bewegliche Stärkekörner beobachtet. Die Labilität der Stärkekörner ist in den letzteren Arten in eine Wechselbeziehung zu geotropischen Krümmungen nicht zu bringen.

Mit der Ausdehnung der Untersuchungen auf immer größere Anzahl Pflanzenarten tauchen immer neue Umstände auf, die gegen die Annahmen der Statolithenhypothese sprechen. Es ist dennoch möglich, daß sich diese Hypothese — vielleicht mit gewissen Änderungen und Beschränkungen — behaupten wird. Welchem Schicksal aber auch in der Zukunft die Statolithenhypothese anheimfallen wird, ein unstreitiges Verdienst ihrer Urheber wird immerhin bleiben, zahlreiche Forscher zu eingehenden Untersuchungen angeregt zu haben, wodurch die Erkenntnis sowohl der geotropischen Erscheinungen, als auch der physiologischen Bedeutung der Stärkezellen der Rinde gefördert wird.

I. Verteilung der Stärkezellen.

Eine genaue Untersuchung über das Vorkommen der Stärkezellen an der inneren Grenze der primären Rinde — an diese Stärkezellen knüpft sich nämlich ursprünglich die Benennung Stärkescheide — ergibt, daß die Verteilung derselben, wenn sie überhaupt vorhanden sind, sehr verschieden sein kann. Es gibt Pflanzenarten, deren Rinde nur einzeln zerstreute Stärkerellen aufweist; in anderen Arten sind es wieder Zellgruppen, die mit einander nicht verbunden sind; in vielen anderen dagegen sind diese Zellgruppen mittelst enger Zell-

[1] B. Němec, Die Stärkescheide der Cucurbitaceen, p. 2.

schichten zu einem Gürtel vereinigt. Viele Arten entwickeln nur Zellsicheln über den Bastbündeln oder zwischen denselben. In der typischen Form bildet sich schließlich eine gleichmäßige, ununterbrochene Stärkeschicht am Umfange des Pericykels oder an der äußeren Grenze des Siebbündelringes aus.

Diese ununterbrochene Stärkezellschicht oder eine typische Stärkescheide kommt in einigen Familien der Unterklasse *Choripetalae* vor, wie z. B. in den Familien: *Polygonaceae, Cruciferae, Umbelliferae, Geraniaceae, Caryophyllaceae* (Taf. I, Fig. 1, 2 *s*; Taf. II, Fig. 1, 3, 10); vornehmlich ist aber dieselbe in zahlreichen Familien der Unterklasse *Sympetalae* zu beobachten, hierher gehören die Familien: *Primulaceae, Boraginaceae, Labiatae, Scrofulariaceae, Rubiaceae, Valerianaceae, Plantaginaceae, Campanulaceae, Compositae* (Taf. II, Fig. 6, 8, 12). In diesen Familien erreicht die Stärkeschicht ihre vollkommenste Form; sie besteht gewöhnlich aus einer einzigen Zellschicht, die aus regelmäßigen, enganschließenden Zellen zusammengesetzt ist.

In den Arten der angeführten Familien der Dicotyledonen sind die Zellen der Stärkeschicht längere Zeit hindurch mit Stärkekörnern erfüllt. Besonders in den Stengeln junger Sprosse, die noch keine Blüten tragen, kann man die Stärkekörner an längeren Strecken, von der Sproßspitze angefangen, beobachten. Andere Verhältnisse herrschen in der Klasse der Monocotyledonen, wo die Stärkezellen zu Ausnahmen gehören. Fischer hat viele monocotyle Arten untersucht und gefunden daß die Stärkescheide diesen Arten abgeht.[1] Im allgemeinen ist diese Anschauung zutreffend, besonders in bezug auf Gräser und Binsen. In gewissen Familien aber, wie *Orchidaceae* und *Liliaceae*, habe ich viele Arten mit schön ausgebildeter Stärkeschicht beobachtet; hierher gehören: *Orchis latifolia, Platanthera bifolia, Epipactis latifolia, Gymnadenia conopoea, Majanthemum bifolium, Convallaria majalis, Polygonatum multiflorum, Pol. officinale, Anthericum ramosum.* Da die Stärkezellen dieser Arten schon in jungen Entwicklungsstadien ihre

[1] H. Fischer, l. c., p. 18.

Stärke verlieren, muß man die Schäfte junger, knospentragender Blütenstände untersuchen, wo die Stärkezellen in großer Anzahl zu beobachten sind.

Die Entwicklung der Stärkezellen steht in engem Zusammenhange mit der Ausbildung des Holzgewebes im Stengel. Bildet das Holzgewebe einen regelmäßigen Holzring, der mit einem geschlossenen Siebbündelringe umgeben ist, oder wird im Pericykel ein Sclerenchymring angelegt, dann entwickelt sich am Umfange des Siebbündel- oder Sclerenchymringes eine regelmäßige, aus einer Zellschicht bestehende Stärkeschicht. In allen soeben angeführten Familien ist dies der Fall. Ganz anders gestaltet sich aber die Verteilung der Stärkezellen in der Rinde, wenn an der Außenseite der Siebbündel einzelne Bastbündel oder Bastsicheln angelegt werden. In den Pflanzenarten, welche diesen Bau der sekundären Rinde aufweisen, entwickeln sich die Stärkezellen vornehmlich am äußeren Umfange der Bastbündel oder sie nehmen auch, besonders wenn die Bastbündel in radialer Richtung stark entwickelt sind, im späteren Alter des Stengels den Raum zwischen zwei nebeneinander stehenden Bastbündeln ein. In diesen Fällen verliert die Stärkeschicht ihren regelmäßigen Bau; die Stärkezellen, welche in Gruppen versammelt sind, die voneinander gesondert stehen, können auch nicht mehr als Stärkescheide bezeichnet werden.

Die erwähnten Stärkesicheln bestehen gewöhnlich aus einer Zellschicht und sind nur am äußeren Umfange der einzeln stehenden Bastbündel zu finden. In der Gattung *Trifolium* sind die Bastbündel mit Stärkesicheln auch in späteren Entwicklungsstufen des Stengels allgemein verbreitet. Ich untersuchte wiederholt *Trifolium*-Arten, wie: *Trifolium alpinum, T. fragiferum, T. hybridum, T. incarnatum* (Taf. II, Fig. 7), *T. montanum, T. pratense* und fand in allen an der Außenseite der Bastbündel noch nach dem Aufblühen ausgeprägte Stärkesicheln. Dieselben beobachtet man auch in den Arten: *Anthyllis vulneraria, Onobrychis viciaefolia, Coronilla varia.* In einigen Arten der Familie *Polygonaceae,* in denen die Bastbündel genug weit voneinander abstehen, wie in *Rumex acetosa* (Taf. I, Fig. 3*s*) und *R. Acetosella,* umgeben die Stärkezellen bogenartig jedes

Bastbündel sogar nach dem Verblühen des Sprosses. Durch kürzere Dauer kennzeichnen sich die Stärkesicheln der Familie *Ranunculaceae*. Die Leitbündel durchsetzen hier anfänglich getrennt das Grundparenchym und legen schon in jungen Stengeln starke Bastbündel an. Nur in sehr jungen Stengelquerschnitten findet man am Außenrande der Bastbündel Stärkesicheln (Taf. I, Fig. 4 *s*). Tiefere Querschnitte mit fertigen Leitbündeln weisen nur zu beiden Seiten der Siebbündel spärliche Stärkekörner auf (Taf. I, Fig. 5), welche in noch tieferen Querschnitten vollkommen verschwinden. Ein interessantes Beispiel der Wechselbeziehung zwischen den Bastbündeln und den Stärkezellen bildet die Verteilung derselben in jungen Stengeln von *Caltha palustris*. In ganz jungen Stengeln sind die ins Aërenchym eingebetteten Leitbündel von allen Seiten mit einem Stärkekranz umgeben (Taf. I, Fig. 6 *s*); sobald sich aber an der Innenseite ein Sclerenchymbeleg ausgebildet hat, verschwinden hier die Stärkezellen, sie bleiben aber an der Außenseite des Bastbündels, welches noch im weiteren Wachstum begriffen ist (Taf. II, Fig. 4 *s*). Nachdem aber das Bastbündel sein Wachstum abgeschlossen hat, sind die Stärkezellen in der Umgebung der Leitbündel nicht zu finden (Taf. I, Fig. 7). Dieselben Verhältnisse sind auch bei *Ficaria ranunculoides* zu beobachten.

Die Arten der Familie *Rosaceae* weisen eine große Verschiedenheit in der Gruppierung der Stärkezellen auf, da die Ausbildung und Verteilung der Bastbündel in der Rinde dieser Arten sehr verschieden ist. Staudige Arten, in deren sekundärer Rinde sich die Bastbündel zu einem ununterbrochenen Ringe vereinigen, besitzen ursprünglich eine aus zwei oder mehreren Zellagen bestehende Stärkeschicht, wie man dieselbe in den Arten: *Agrimonia Eupatoria* (Taf. II, Fig. 3 *s*), *Alchemilla vulgaris*, *Sanguisorba officinalis* beobachten kann. Stehen aber die Bastbündel getrennt, so gruppieren sich die Stärkezellen auch zwischen denselben; im späteren Alter des Stengels verbinden sich diese Zellgruppen mit den Markstrahlen des Holzringes. Beinahe dasselbe Bild bietet der Querschnitt eines jungen Stengels von *Crataegus Oxyacantha* (Taf. II, Fig. 2). In der Gruppe *Pruneae* und *Pomeae* werden die Bastgruppen

durch fortwährendes Dickenwachstum immer weiter auseinandergerückt, wodurch das Bild einer einheitlichen Stärkescheide verwischt wird. Die Stärkekörner umgeben die Bastbündel auch von innen, wobei die Stärkezellen in Markstrahlen übergehen. Dieselbe Verteilung der Stärkezellen beobachtet man in den Familien *Cupuliferae* und *Salicaceae;* in der sekundären Rinde werden in diesen Familien mehrere Bastbündellagen ausgebildet.

In der Rinde von *Tilia cordata* sind die zahlreichen Bastbündellagen zu keilförmigen Gebilden gruppiert (Taf. II, Fig. 5). Die Stärkezellen sind überall im Rindenparenchym zerstreut, häufen sich aber am stärksten um die Bastbündel an. Sie bilden auch eine Art Markstrahlen zwischen den einzelnen Bastbündelreihen.

In den Arten *Urtica dioica* und *U. urens* findet man am Querschnitte am Umfange eines Kreises zerstreute Stärkezellen, die am Längsschnitte als Zellreihen vorkommen.

Die Unterklasse *Choripetalae* enthält mehrere Familien, deren mechanisches System aus einem im Pericykel ausgebildeten Sclerenchymring besteht, wie *Caryophillaceae, Geraniaceae, Scleranthaceae, Saxifragaceae;* in allen Arten dieser Familien lehnt sich die ununterbrochene Stärkeschicht an die Außenseite des Sclerenchymringes an (Taf. II, Fig. 1 *s*).

Aus dieser Darstellung der Verteilung der Stärkezellen im Rindenparenchym erhellt, daß dieselben in der nächsten Umgebung der Bastfasergruppen zum Vorschein kommen oder den geschlossenen Sclerenchymring von außen umschließen, daß somit eine Wechselbeziehung zwischen dem mechanischen System der Rinde und dem Vorkommen der Stärkezellen stattfinden muß. Diese Beziehung wird noch durch den Umstand bestätigt, daß in den meisten Arten die Stärkezellen verschwinden, sobald das Wachstum der Bastfasergruppen oder des Sclerenchymringes abgeschlossen ist.

Wie erwähnt, wurden die Stärkezellen der Rinde in diesen Fällen, wenn sie eine geschlossene Zellschicht an der inneren Rindengrenze bilden, oft mit den Endodermiszellen der Wurzel verglichen. Einzelne Forscher, wie Haberlandt und Straßburger, halten noch bis nun die Stärkescheide für eine

Endodermis des Stengels. Schon die zerstreute Verteilung der Stärkezellen in vielen Arten spricht dagegen. Außerdem ist das charakteristische Merkmal der Endodermiszellen, die Caspary-schen Punkte, an den Zellwänden der Stärkezellen nicht nachzuweisen. Gérard hat zwar bei vielen Arten innerhalb des hypocotylen Gliedes Übergänge zwischen der Endodermis und Stärkescheide beobachtet und spricht die Ansicht aus, daß die Stärkeschicht der Endodermis der Wurzeln entspricht.[1] H. Fischer hat jedoch anläßlich seiner Untersuchungen über den Pericykel die Entwicklung der Stärkeschicht eingehend untersucht und gelangt zum Schlusse, daß zwar die Anschauung von Gérard in vielen Arten zutrifft, jedoch nicht allgemein ist, daß somit die Stärkeschicht den Namen Endodermis nicht verdient, »weil sie anatomisch und physiologisch von der mit diesem Namen belegten Zellreihe in der Wurzel abweicht.«[2]

Dieser Anschauung muß man beistimmen, besonders wenn man die eben geschilderten Gruppierungsverhältnisse der Stärkezellen ins Auge faßt. Die Endodermis der Wurzel bildet eine kontinuierliche Grenzschicht, welche den Pericykel (Perikambium) von der Rinde trennt. Die Stärkeschicht des Stengels zerfällt dagegen sehr häufig in einzelne Zellgruppen, ja sogar in einzelne Stärkezellen, die ohne Verbindung miteinander im Rindenparenchym zerstreut stehen. Sollten die Stärkezellen der Endodermis entsprechen, so müßten sie immer an der inneren Grenze der primären Rinde vorkommen; diejenigen Stärkezellen aber, die zwischen den Bastfasergruppen zerstreut sind, gehören schon der sekundären Rinde an. Die Grenze zwischen der primären Rinde und dem Pericykel ist in diesen Fällen undurchführbar.

Die Stärke aller hier betrachteten Stärkezellen entstammt, wie ich später nachweisen werde, dem Chlorophyllparenchym der primären Rinde. In den Sprossen nämlich, deren Assimilationstätigkeit des Rindenparenchyms unterbrochen wurde, verschwinden die Stärkezellen der Rinde (vgl. Taf. III, Fig. 11).

---

[1] R. Gérard, l. c., p. 300.

[2] H. Fischer, l. c., p. 13.

In vielen Pflanzenarten, die einen Sclerenchymring im Pericykel anlegen und dabei keinen geschlossenen Holzring ausbilden, erscheinen zu beiden Seiten eines jeden Leitbündels zerstreute Stärkezellen. Diese Zellen unterscheiden sich von den in der Rinde vorkommenden Stärkezellen durch ihre Lage und ihre Funktion. Sie treten nämlich an der Innenseite des Sclerenchymringes auf, abgesehen davon, ob es ein einfacher Festigungsring des Pericykels ist, wie er am Querschnitte des Stengels von *Isopyrum thalictroides* (Taf. I, Fig. 11) beobachtet wird, oder aber ein gemischter Sclerenchymring, der mit Bastfasergruppen verwachsen ist, wie in den Arten: *Papaver dubium* (Taf. I, Fig. 9), *Thalictrum minus* (Taf. III, Fig. 7), *Geranium pratense* (Taf. III, Fig. 12). In allen diesen Arten erscheinen stärkeführende Zellen zwischen dem Siebteil des Leitbündels und dem Sclerenchymring. Da aber der Siebteil am Außenrande gewöhnlich mit starken Bastbündeln versehen ist, kommen die Stärkezellen an den Seiten der Leitbündel vor, wo die Schutzscheide unterbrochen ist. Die Stärkekörner dieser Zellen finden ihren Ursprung nicht im Chlorophyllparenchym der Rinde, sondern sie werden durch die Siebteile des Leitbündels geliefert und dienen zum Wachstum des Sclerenchymringes an dessen Innenseite. Die Leitung der plastischen Stoffe findet somit in diesen Zellen von innen nach außen statt, nicht aber, wie in den Stärkezellen der Rinde, von außen nach innen. Um sich davon zu überzeugen, genügt es, alle Blätter eines wachsenden Sprosses abzuschneiden. Nach einigen Tagen sind in der Umgebung der Leitbündel keine Stärkezellen zu finden (vgl. Taf. III, Fig. 12).

II. Über die Veränderungen im Inhalte der Stärkezellen und ihre Ursachen.

Wie schon erwähnt, führte ich meine Untersuchungen derart aus, daß jede Pflanzenart an Quer- und Längsschnitten, die aus verschiedener Höhe desselben Stengels hergestellt waren, untersucht wurde. Alle Schnitte mußten selbstredend zuvor mit Jodlösung tingiert werden. Am besten eignen sich für derartige Untersuchungen diejenigen Schnitte, welche aus Alkoholmaterial hergestellt sind, da in frischen Querschnitten

die feinen Stärkekörner sehr leicht durch Chlorophyllkörper verfärbt werden. An den Schnitten, welche aus vier oder mehr Stellen eines Stengels hergestellt sind, beobachtet man genau die Veränderungen, denen die Stärkezellen im wachsenden Stengel ausgesetzt sind.

Um aber einen klaren Einblick in die inneren Verhältnisse dieser Veränderungen zu gewinnen, muß man dieselbe Pflanzenart in mehreren, mindestens in zwei Entwicklungsstadien untersuchen: in einem jungen Stadium, vor dem Aufblühen des Sprosses und in einem zweiten, wenn die Pflanze blüht oder schon einzelne Früchte trägt. Daß dieses Verfahren unumgänglich notwendig ist, wenn man das Wesen der Stärkezellen kennen lernen will, beweisen einige Beispiele, die ich hier anführen werde.

Galium Mollugo. Der Stengel eines reichblühenden Sprosses wurde an sechs Stellen in verschiedener Höhe auf Stärkekörner untersucht. Der höchste Querschnitt, $^1/_2$ *cm* unter der Stengelspitze, weist in den innersten Zellen des Chlorophyllparenchyms Spuren von Stärkekörnern auf; die stärkeführenden Zellen bilden aber noch keine geschlossene Stärkeschicht. Am zweiten Querschnitte, der 1 *cm* tiefer liegt, sind die Stärkezellen schon zu einer ununterbrochenen Schicht verbunden, enthalten zahlreiche, feine Stärkekörner: die Chlorophyllkörper sind in denselben nur in geringer Anzahl vorhanden. Die Stärkezellen des dritten Querschnittes — 8 *cm* unter dem zweiten — enthalten nur kargen Protoplasmabeleg; die Stärkekörner sind grobkörnig und beweglich: sie sinken auf die unterste Zellwand. Die Stärkezellen dieses Querschnittes sind größer als die des umgebenden Parenchyms und durchsichtig, da sie keine Chlorophyllkörper mehr aufweisen. Am vierten Querschnitte, der 20 *cm* unterhalb des dritten liegt, enthalten die Stärkezellen keine Stärkekörner, sie sind jetzt abgerundet viereckig und ganz durchsichtig. Die Zellen weisen nur stellenweise Spuren von Plasmabeleg an den Zellwänden auf.

Der weitere Querschnitt — 25 *cm* tiefer — enthält inhaltsleere Stärkezellen. Ihre Gestalt ist viereckig, in tangentialer Richtung ausgedehnt (vgl. *Galium verum*, Taf. II, Fig, 12).

Denselben Auszehrungslauf der Stärkezellen beobachtet man an knospentragenden Stengeln derselben Art; der Unterschied besteht nur darin, daß die Auszehrung der Zellen sich langsamer vollzieht. Man findet deshalb labile Stärkekörner in größerer Entfernung von der Stengelspitze.

Den Auszehrungslauf der Stärkezellen kann man ebenso gut an allen Arten der Familie *Boraginaceae* und *Campanulaceae* beobachten. In allen diesen Arten lehnt sich die Stärkeschicht an den Siebbündelring an. Die Pflanzenarten dagegen, die im Pericykel einen Sclerenchymring ausbilden, weisen die Stärkezellen am äußeren Rande des Sclerenchymringes auf. Ein Beispiel liefern die Arten der Gattung *Plantago*. Bei der Beobachtung eines Querschnittes aus der Spindel von *Plantago lanceolata*, die noch junge Knospen trägt, findet man in der innersten Schichte des Chlorophyllparenchyms am äußeren Rande des Festigungsringes kleine, unter Chlorophyllkörpern zerstreute Stärkekörner. Der Festigungsring ist schwach ausgebildet und nicht verholzt. Am tieferen Querschnitte, der aus dem Schafte dicht unterhalb der Knospenähre hergestellt ist, erscheinen in den Stärkezellen zahlreiche große Stärkekörner; gleichzeitig beginnt der Schwund des Plasmainhalts, wobei zuerst die Chlorophyllkörper aus dem Plasma verschwinden. Mit der Auszehrung des Plasmainhaltes tritt die Beweglichkeit der Stärkekörner zutage: sie ist schon in der oberen Schafthälfte zu beobachten. Unterhalb der Schafthälfte wird der Verbrauch der Stärkekörner bemerkbar. Die Zahl derselben wird immer geringer, an der Schaftbasis verschwinden sie vollkommen. Die ursprünglichen Stärkezellen sind in diesem Schaftteile leer und durchsichtig.

Ein je späteres Entwicklungsstadium des Schaftes man untersucht, um so rascher vollzieht sich die Auszehrung der Stärkezellen, um so höher rückt das Leerwerden derselben. In einer älteren Pflanze, deren Ähre schon verblüht, sind die Stärkezellen der ganzen unteren Hälfte des Schaftes inhaltsleer. In fruchttragenden Schäften umschließen nur leere Stärkezellen den Festigungsring.

Dieselben Verhältnisse in der Lage und dem Auszehrungslaufe der Stärkezellen wiederholen sich in den Familien:

Caryophyllaceae, Alsinaceae, Primulaceae, Scleranthaceae, Geraniaceae.

Aus den angeführten Beispielen, deren Zahl sich nach Belieben vermehren läßt, ergibt sich, daß die Stärkezellen der Stengelrinde beim Wachstum des Stengels überhaupt, besonders aber nach dem Verblühen des Sprosses, ihren Inhalt einbüßen. Zuerst werden die Chlorophyllkörper aufgelöst, nachher nimmt bald der Plasmainhalt der Zellen beträchtlich ab. Mit der Zeit überzieht nur eine karge, dünnflüssige Plasmaschicht die Zellwände. Die großen Stärkekörner, die in jüngeren Stärkezellen kleiner waren und im Zellinhalte schwebten, finden im dünnflüssigen Protoplasma keine zureichende Stütze mehr, sie werden labil und sinken auf die unterste Zellwand. Nach und nach verschwindet in älteren Stengelteilen der Rest des Plasmainhalts, so daß schließlich nur einige Stärkekörner am Boden der Zelle zurückbleiben. Bald werden aber auch die Stärkekörner aufgelöst und resorbiert. Die Stärkezellen haben in diesem Entwicklungsstadium ihre Funktion vollzogen: sie sind jetzt leer und sterben schließlich ab. Nach dem Absterben wird gewöhnlich die Zellwand der ursprünglichen Stärkezellen verfärbt: sie wird bräunlich oder ganz braun und hebt sich vom umgebenden Parenchym auffallend ab. Diese Erscheinung läßt sich an fruchttragenden Stengeln in den Familien: *Boraginaceae, Rubiaceae, Campanulaceae* sehr leicht beobachten.

III. Über die Umstände, welche die Auszehrung des Inhalts der Stärkezellen veranlassen.

Daß die Zellen einer typischen Stärkeschicht einer andauernden Auszehrung ausgesetzt sind und daß sie schließlich inhaltsleer und durchsichtig werden, haben schon Fischer und Haberlandt beobachtet.[1] Fischer hat auch zuerst auf Grund dieser Beobachtung die Vermutung geäußert, daß der Verbrauch des Inhalts der Stärkezellen im inneren Zusammenhange mit dem Wachstum des angrenzenden Sclerenchymringes steht. Fischer schreibt nämlich: »Ferner steht die Aus-

[1] G. Haberlandt, Über die Perzeption des geotropischen Reizes, p. 264.

bildung der Schicht in einem unverkennbaren Zusammenhange mit der Entwicklung und dem Verdickungsprozesse des Sclerenchymgewebes. Die ersten regelmäßig gebauten derartigen Zellen zeigen sich dort, wo die Bastbildung am weitesten fortgeschritten ist, und sie gestalten sich um so schöner aus, je regelmäßiger die Bastbelege werden, je mehr sie sich zu einer geschlossenen Sclerenchymzone vereinigen.« [1] Noch stärker betont Fischer diesen Zusammenhang an einer anderen Stelle: »In denjenigen Fällen, wo die untersuchten Pflanzen Bastringe oder doch größere Bastplatten bilden, nimmt die Stärke mit der fortschreitenden Entwicklung des Bastes ab und verschwindet schließlich ganz. Dies läßt sich beobachten bei *Aristolochia, Acer, Heracleum* und *Stachys.* Es dürfte dies eine Bestätigung der schon früher ausgesprochenen Ansicht sein, daß die Stärke zu dem Zwecke gelöst wird, um beim Verdickungsprozesse des Bastes Verwendung zu finden.« [2] Fitting macht auch darauf aufmerksam, daß die Beweglichkeit der Stärkekörner mit der Dünnflüssigkeit des Plasmabeleges in den Stärkezellen im Zusammenhang steht, [3] daß somit das ursprünglich reichliche Plasma in den Stärkezellen aufgezehrt wird.

Bei der Verfolgung des Entwicklungslaufes, respektive Abzehrungslaufes der Stärkezellen zahlreicher Arten der Dicotyledonenklasse findet man viele Beweise, welche die Beobachtung von Fitting sowie die Vermutung von Fischer bestätigen. Fitting hat augenscheinlich den weiteren Verlauf der Abzehrung der Stärkezellen nicht verfolgt, sonst hätte dieser Forscher leicht die Ursache der Dünnflüssigkeit des Plasmabeleges erraten können.

Für die von Fischer hervorgehobene Vermutung sprechen viele Umstände, die bei der Beobachtung größerer Anzahl Arten auffallen müssen; ich will vorläufig folgende derselben anführen: *a)* Daß die Stärkezellen in zahlreichen Arten, besonders in denjenigen, deren Leitbündel einzeln stehen, in denen somit kein

---

[1] H. Fischer, l. c., p. 14.

[2] Derselbe, l. c., p. 16.

[3] H. Fitting, l. c., p. 389.

geschlossener Sclerenchymring vorkommt, nur an der Außenseite der Bastbündel sich ausbilden (vgl. *Ranunculus bulbosus*, Taf. I, Fig. 4 *s*; *Caltha palustris* Taf. I, Fig. 6, 7 *s*; *Rumex acetosa* Taf. I, Fig. 3 *s*). Wird aber ein geschlossener Sclerenchymring im Pericykel angelegt, dann erscheinen die Stärkezellen dicht an seiner Außenseite als eine ununterbrochene Schicht (vgl. *Coronaria flos cuculi*, Taf. II, Fig. 1 *s*; *Plantago lanceolata*, *Primula veris*, *Geranium pratense*, Taf. III, Fig. 12 *s*; *Agrimonia Eupatoria*, Taf. II, Fig. 3 *s*; *Atchemilla vulgaris*; *b)* daß die Stärke der Stärkezellen aufgelöst wird, sobald das Wachstum der Bastbündel, respektive des Sclerenchymringes vollzogen ist; *c)* daß schließlich die Stärkezellen um so schneller ihren Inhalt einbüßen, je stärker der Sclerenchymring sich ausbildet. Eine eingehende Untersuchung der Stärkezellen liefert überhaupt so zahlreiche Beispiele einer direkten Wechselbeziehung zwischen den Stärkezellen und dem benachbarten Holzgewebe, daß dieselbe ohne weitere Begründung als festgestellt angenommen werden kann. Es läßt sich aber auch mittels einfacher Versuche, in denen durch äußere Eingriffe die inneren Verhältnisse der Stengelentwicklung beeinflußt werden, beweisen, daß ein enger Zusammenhang zwischen Stärkezellen und Holzgewebe besteht, daß nämlich die Stärkezellen, die sich am Umfange des Sclerenchymringes befinden, ihren Inhalt beim Wachstum des Holzgewebes einbüßen, da die plastischen Stoffe dieser Zellen bei der Bildung des Sclerenchymringes verbraucht werden.

In der Art *Geranium pusillum* besteht das mechanische System des Stengels aus einem Sclerenchymring, der im Pericykel angelegt wird. Ich wählte zwei junge Sprosse von gleicher Entwicklung und umwickelte den Stengel des einen Sprosses mit Staniolstreifen, wodurch die Assimilation des Chlorophyllparenchyms der Rinde eingestellt wurde; der zweite Sproß wuchs weiter in normalen Verhältnissen. Nach zehn Tagen wurden die Sprosse abgeschnitten, durch beide Stengel Querschnitte in verschiedener Höhe hergestellt und unter dem Mikroskop untersucht. Der normale Sproß wies in gewisser Entfernung von der Spitze einen stark entwickelten Sclerenchymring mit Stärkeschicht an seiner Außenseite (Taf. III,

Fig. 10). In dem mit Stanniol umwickelten Stengel war der Sclerenchymring schwach angelegt, die Stärkeschichte enthielt aber nur leere Zellen (Taf. III, Fig. 11).

Das mechanische System der Arten der Unterklasse *Sympetalae* besteht im Stengel aus einem Holzring, der durch die Tätigkeit des Cambiums ausgebildet wird. In diesen Arten entwickelt sich die Stärkeschicht an der Außenseite des Leitbündelringes (vgl. Taf. II, Fig. 12). Die Stärkezellen sind in diesen Fällen vom Holzringe durch den Siebbündel- und den Cambiumring getrennt; nichtsdestoweniger stehen dieselben mit dem mechanischen System in dem nämlichen Zusammenhang wie bei *Geranium pusillum.* Ich habe zwei Sprosse von gleicher Entwicklung von *Veronica Teucrium* gewählt, den einen entblättert, den andern unversehrt im weiteren Wachstum belassen. Nach 10 Tagen wurden die Querschnitte der Stengel beider Sprosse untersucht. Im normalen Stengel war der Holzring stark entwickelt, die Stärkezellen enthielten zahlreiche Stärkekörner (Taf. III, Fig. 2). Der Querschnitt des entlaubten Stengels wies einen schwach angelegten Holzring auf, die Stärkezellen waren leer (Taf. III, Fig. 3).

Aus beiden angeführten Versuchen erhellt, daß eine innige Wechselbeziehung zwischen den Stärkezellen und der Entwicklung des mechanischen Systems im Stengel besteht; die Stärkezellen liefern plastische Stoffe, die zum Aufbau des mechanischen Gewebes erforderlich sind (nähere Beschreibung der Versuche, siehe Art. VII).

IV. Über die Umstände, welche das Auftreten der Stärkezellen und die Veränderungen ihres Inhalts bedingen.

Wie schon hervorgehoben, führt das andauernde Wachstum des Holzgewebes im Stengel der dicotylen Pflanzen in der Mehrzahl der Fälle zur vollständigen Entleerung der Stärkezellen der Rinde. Haberlandt hat auch die Ansicht geäußert, daß die Zellen der Stärkescheide in vollständig ausgewachsenen Stengelteilen in der Regel entleert sind. Tatsächlich sind an Querschnitten der Stengel der krautigen Arten zur Blütezeit, besonders aber zur Fruchtzeit, schon einige Zentimeter unter der Stengelspitze nur leere Stärkezellen zu finden. Untersucht

man aber eine große Anzahl Arten aus verschiedenen Pflanzenfamilien, so kommt man zur Überzeugung, daß das Leerwerden der Stärkezellen keineswegs als eine allgemeine Regel angenommen werden kann. Es kommen zahlreiche Arten vor, welche auf verschiedene Weise vom obigen Verhalten der Stärkezellen abweichen. Diese Abweichungen lassen sich in drei Gruppen einteilen.

a) Die Stärkezellen enthalten zur Blütezeit der Pflanze sogar in den untersten Stengelteilen bewegliche Stärkekörner. Hierher gehören: *Linaria vulgaris, Euphrasia stricta, Scrofularia nodosa, Melampyrum arvense, M. nemorosum, Rhinanthus major, Verbascum Lychnitis*; *Hyoscyamus niger, Solanum nigrum; Symphytum officinale, Cerinthe minor; Impatiens minor, I. noli tangere; Malva silvestris; Verbena officinalis; Euphorbia officinalis, E. helioscopia; Alliaria officinalis, Sisymbrium Sophia, Neslea paniculata*; *Anthyllis vulneraria, Coronilla varia; Geranium columbinum*; *Agrimonia Eupatoria.*

b) Da die Stärkezellen der Rinde eine Erscheinung bilden, welche infolge übermäßiger Auszehrung des Rindenparenchyms bei raschem Wachstum des Holzgewebes zutage tritt, kommen dieselben bei mächtig angelegtem Chlorophyllparenchym nur vorübergehend zum Vorschein, und zwar in der Zone des ausgiebigsten Wachstums, dicht unter der Sproßspitze. In diesen Arten werden die Stärkezellen niemals völlig ausgezehrt; sie gewinnen daher beim Nachlassen des Wachstums ihren ursprünglichen Inhalt wieder, d. h. sie enthalten in tiefer liegenden Stengelpartien reichliches Protoplasma mit Chlorophyllkörpern. In diesen Stengelteilen sind die Stärkezellen von dem angrenzenden Parenchym nicht zu unterscheiden. Hierher gehören: *Geum urbanum; Capsella Bursa pastoris, Berteroa incana, Lepidium ruderale, L. Draba, Camelina sativa, Bunias orientalis, Alyssum calycinum, Sisymbrium officinale; Geranium Phaeum, G. sanguineum; Saxifraga granulata, S. tridactylites; Plantago major; Aristolochia Clematitis; Parnassia palustris.*

Manche dieser Arten weisen im Frühjahr, wenn das Längenwachstum des jungen Sprosses in ganzer Höhe sehr ausgiebig ist, die Stärkezellen in der ganzen Länge des Stengels. Diese Erscheinung habe ich an folgenden Arten beobachtet:

Geum urbanum, Berteroa incana, Sisymbrium officinale, Aristolochia Clematitis. Das nämliche Verhalten findet sich aber auch in denjenigen Arten wieder, deren Stärkezellen in späteren Entwicklungsstufen leer werden. So fand ich Stärkezellen in allen Stengelteilen junger Sprosse der Arten: *Thlaspi arvense, Sinapis arvensis, Diplotaxis muralis, Erisymum Cheiranthoides, Lithospermum arvense, Anchusa officinalis, Salvia pratensis, Galium silvaticum.* Dieses übereinstimmende Verhalten der Stärkezellen in jungen Sprossen der Arten, die in späteren Entwicklungsstufen in dieser Hinsicht sich unterscheiden, liefert den Beweis, daß das Vorkommen der Stärkezellen in der Rinde mit dem Wachstumsvorgang des Holzgewebes in enger Beziehung steht.

c) Schließlich kommen die Arten, in deren Rinde weder in jungen, noch in späteren Entwicklungsstufen keine Stärkezellen nachzuweisen sind; diese Arten entbehren der Stärkekörner der Rinde. Hierher gehören die von mir untersuchten Arten der Familien *Ranunculaceae, Papaveraceae, Fumariaceae,* wie: *Isopyrum thalictroides, Nigella damascena, N. aristata, Aquilegia vulgaris, Delphinium consolida, Aconitum Napellus, Anemone nemorosa, Pulsatilla vulgaris, Hepatica nobilis, Thalictrum flavum, T. angustifolium; Papaver somniferum, P. Rhoeas, P. dubium, Chelidonium majus; Corydalis cava, Fumaria parviflora, F. officinalis, Dicentra spectabilis.* Auch in anderen Familien finden sich solche Arten vor, wie; *Sisymbrium Thalianum, Vaccaria pyramidata, Silene nutans, Potentilla Tormentilla, Androsace septentrionalis.*

Viele der angeführten Arten — besonders die der zweiten Gruppe — gehören den Familien an, deren Arten in der Regel in späteren Entwicklungsstufen leere Stärkezellen aufweisen. Dieser Umstand läßt vermuten, daß die anatomischen Verhältnisse im Stengelbau der aufgezählten Arten eine merkliche Abweichung vom normalen Bau der übrigen Arten erkennen lassen. Beim Vergleich des anatomischen Stengelbaues der Arten, deren Stärkezellen ausgezehrt und leer werden, mit nahe verwandten Arten, deren Stärkezellen im späteren Alter reichliches Protoplasma mit Chlorophyllkörpern enthalten, z. B. *Geranium pusillum* mit *G. sanguineum,* erweist sich auch

die Tatsache, daß die Zellen des Chlorophyllparenchyms der Rinde in *G. sanguineum* klein und dichtgedrängt stehen, dabei aber sehr zahlreiche Chlorophyllkörper besitzen, wogegen das Chlorophyllparenchym von *G. pusillum* aus großen Zellen mit zerstreuten Chlorophyllkörpern besteht. Wenn man bedenkt, daß die Chlorophyllkörper beinahe ausschließlich im Protoplasma der Zellwände vorkommen, läßt sich leicht einsehen, daß die Anzahl derselben in einer Raumeinheit des kleinzelligen Parenchyms bei weitem größer ist als im großzelligen Parenchym. Dementsprechend muß im ersteren Falle die Lieferung der plastischen Stoffe in sonst gleichen Bedingungen bedeutend ausgiebiger sein als im großzelligen Parenchym. Hierin liegt auch die Ursache, daß die inneren Zellen des großzelligen Parenchyms mit schwacher Produktion von plastischen Stoffen bei raschem Wachstum des Holzgewebes bald ausgezehrt werden, wobei die ursprünglichen Stärkezellen in späteren Entwicklungsstadien entleert werden müssen.

Zu denselben Ergebnissen gelangt man bei mikroskopischer Untersuchung und beim Vergleich des Stengelbaues der Arten: *Geranium phaeum* mit *G. Robertianum*, *Plantago major* mit *P. lanceolata*, *Sisymbrium Thalianum* (III. Gruppe) mit *S. Sophia*, *Berteroa incana* mit *Erisymum Cheiranthoides*. In allen denjenigen Arten, in deren Rinde die Stärkezellen nur vorübergehend oder gar nicht zum Vorschein kommen, besteht das Chlorophyllparenchym der Rinde aus dichtgedrängten, kleinen, mit sehr zahlreichen Chlorophyllkörpern ausgestatteten Zellen.

Bei der Betrachtung des Auszehrungslaufes der Stärkezellen müssen somit zwei Gewebearten berücksichtigt werden; das Holzgewebe und das Chlorophyllparenchym. Je stärker, je schneller das Holzgewebe angelegt wird, um so rascher werden die Stärkezellen ausgezehrt; je mächtiger das Chlorophyllparenchym der primären Rinde sich ausbildet, desto länger behalten dieselben ihren Inhalt. Bei sehr stark entwickeltem Chlorophyllparenchym der Rinde — wie dies in der Gruppe *c* der Fall ist — kommen die Stärkezellen an der inneren Grenze des Rindenparenchyms gar nicht zum Vorschein.

Aus diesem Grunde will ich als Einleitung zur Erkenntnis der Eigenschaften der Stärkeschicht eine allgemeine Übersicht der anatomischen Bauverhältnisse im Stengel der untersuchten dicotylen Arten voraussenden, mit besonderer Berücksichtigung des mechanischen Gewebes und des Chlorophyllparenchyms. Bei der ungemein großen Verschiedenheit in der Entwicklung und Gruppierung der Stärkezellen habe ich die Familien mit verwandtem Stengelbau in Gruppen zusammengefaßt, wodurch im allgemeinen Überblick der Anordnung der Stärkezellen in bezug auf die erwähnten Gewebearten ermöglicht wird.

V. Vergleichende Übersicht der Verteilung der Stärkezellen im dicotylen Stengel.

Erste Gruppe.

Der anatomische Bau des mechanischen Systems der Polygonaceen, die der ersten Gruppe angehören, ist sehr einfach, an den inneren Bau gewisser Orchidaceen erinnernd. Die Leitbündel sind im Stengel zu zwei Kreisen angeordnet. Der äußere Kreis besteht aus kleineren Bündeln, die vermittels eines Sclerenchymringes mit den größeren, mehr nach innen vorspringenden Leitbündeln verbunden sind (Taf. I, Fig. 2 *c*). In den *Rumex*-Arten sind die einzelnen Bastfasergruppen durch das dazwischen gelegene sclerosierte Parenchym vereinigt. Die Arten der Gattung *Polygonum* bilden dagegen einen homogenen Bastring aus, der in einzelnen Arten auch in späten Entwicklungsstufen des Stengels als geschlossener Ring fortbesteht (Taf. I, Fig. 2), in stark belaubten Arten ist aber derselbe durch Entwicklung des Holzringes in einzelne Bastfasergruppen gesprengt (Taf. I, Fig. 1, *d*).

Die Stärkezellen lehnen sich bei gleichmäßig ausgebildetem Sclerenchymring an die Außenseite desselben an (Taf. I, Fig. 2 *s*); in den *Rumex*-Arten begleiten sie nur die Bastfasergruppen und bilden damals sichelförmige Belege an ihrer Außenseite (Taf. I, Fig. 3 *s*).

Das Chlorophyllparenchym der Rinde bildet in runden Stengeln eine ununterbrochene, schwach entwickelte Schicht; in den Arten dagegen, an deren Stengelkanten Collenchym-

stränge auftreten, ist dieselbe in einzelne, stark angelegte Längsstreifen aufgelöst.

Hierher gehören: *Rumex crispus, R. conglomeratus, R. Acetosa, R. Acetosella; Polygonum Fagopyrum, P. Bistorta, P. lapathifolium, P. aviculare, P. viviparum, P. mite.*

Abgebildet: *Polygonum aviculare,* Taf. I, Fig. 1; *P. Bistorta,* Taf. I, Fig. 2; *Rumex acetosa,* Taf. I, Fig. 3.

Bei der Betrachtung eines Querschnittes von *Rumex acetosa,* der durch das mittlere Dritteil eines blühenden Stengels hergestellt wurde, fallen die stark an den Kanten ausgebildeten Collenchymstränge auf, zwischen denen chlorophyllführendes Parenchym in mächtigen Lagen auftritt (Taf. I, Fig. 3). Auf dieses folgt nach innen chlorophyllfreies Grundparenchym, in welchem halbmondförmige Bastbündel die Siebbündel umgeben. An dem Außenrande der Bastbündel bilden die Stärkezellen bogenförmige, einschichtige Belege (Taf. I, Fig. 3 *s*). Die größeren Leitbündel stehen im äußeren Kreise, die kleineren sind ein wenig nach innen verdrängt. Die Innenseite der Gefäßteile ist mit schwach angelegten Sclerenchymscheiden versehen, die sich zwischen zwei benachbarten Leitbündeln mittels sclerosierten Parenchyms mit den Bastbündeln verbinden, so daß jedes Leitbündel von allen Seiten durch eine Sclerenchymscheide umschlossen ist. Die Cambiumtätigkeit ist nur in den Leitbündeln zu beobachten, ohne sich auf die interfascialen Räume zu erstrecken.

Alle von mir untersuchten *Rumex*-Arten weisen einen ähnlichen Bau auf. Die Stärkezellen sind bei *R. Acetosa* und *R. Acetosella* in sichelförmige Reihen am Außenrand der Bastbündel angeordnet. In anderen Arten, wie *R. crispus, R. conglomeratus,* in denen die Leitbündel dicht nebeneinander stehen, bilden die Stärkezellen einen ununterbrochenen Ring. Die Stärkekörner sind noch zur Blütezeit der Pflanzen sogar in den untersten Stengelteilen zu finden; sie verschwinden erst in fruchttragenden Sprossen.

In der Gattung *Polygonum* bildet das Collenchym eine geschlossene Schicht (Taf. I, Fig. 2 *a*); seltener sind einzelne Collenchymbündel in subepidermale Bastbündel umgestaltet (Taf. I, Fig. 1 *a*), eine Erscheinung, die ich sonst nur bei *Lycium*

barbarum und einigen Umbelliferenarten beobachtet habe. Die Bastbündel sind in einen gleichmäßig ausgebildeten Bastring vereinigt, der von außen durch eine einschichtige Lage von Stärkezellen begrenzt ist. Der Bastring, der in den Arten *P. Bistorta* und *P. viviparum* auch in späteren Entwicklungsstadien nicht unterbrochen wird, erleidet in reich belaubten Arten, wie *P. lapathifolium, P. aviculare, P. orientale* durch Cambiumtätigkeit eine Auflösung in einzelne größere oder kleinere Bastbündel (Taf. I, Fig. 1 *d*).

Die Stärkezellen, die in den oberen und mittleren Stengelteilen ungemein große Stärkekörner enthalten, umgeben von außen den Bastring auch in diesen Fällen, wenn derselbe in einzelne Bastbündel gesprengt ist. Sie enthalten noch nach dem Aufblühen zahlreiche Stärkekörner, die erst zur Fruchtzeit aufgelöst werden.

Zweite Gruppe.

Die Leitbündel von ungleicher Größe stehen abwechselnd zu einem gemeinsamen Kreise angeordnet; die kleineren springen — im Gegensatz zur vorhergehenden Gruppe — etwas nach außen vor. Da das Cambium nur innerhalb der Leitbündel tätig ist, wird ein geschlossener Holzring auch in vorgerückten Entwicklungsstadien nicht angelegt. Das mechanische System des Stengels besteht hauptsächlich aus einem Sclerenchymring, der sehr oft mit einem Bastring verwachsen ist (Taf. I, Fig. 9, 10 *c*, *d*), oder aus Bastfasergruppen, welche vermittels sclerosierten Grundparenchyms verbunden sind. Einzelne Arten mit saftigem Stengel bilden nur am Umfange der Leitbündel starke Sclerenchymscheiden aus (Taf. I, Fig. 7). Mit Ausnahme des letzteren Falles spielt der Holzteil der Leitbündel dieser Gruppe im mechanischen System des Stengels keine namhafte Rolle.

Das chlorophyllführende Parenchym der Rinde ist im allgemeinen stark entwickelt (Taf. I, Fig. 8, 10, 11, 12). Die Stärkezellen treten daher niemals am Umfang des Sclerenchymringes auf; man findet dieselben nur in jungen Entwicklungsstadien als sichelförmige Belege an der Außenseite der Bastbündel (Taf. I, Fig. 4 *s*), später zu beiden Seiten des Siebteiles (Taf. I, Fig. 5 *s*).

Hierher gehören die Familien: *Ranunculaceae, Papaveraceae, Fumariaceae* mit folgenden von mir untersuchten Arten: *Clematis Vitalba, Thalictrum minus, T. angustifolium, Hepatica nobilis, Pulsatilla pratensis, Anemone nemorosa, Ranunculus auricomus, R. acer, R. lanuginosus, R. bulbosus, R. sceleratus, Caltha palustris, Trollius europaeus, Isopyrum thalictroides, Aquilegia vulgaris, Actaea spicata, Delphinium consolida, Aconitum Napellus; Papaver Rhoeas, P. dubium, P. somniferum, Chelidonium majus; Fumaria officinalis, Corydalis solida, Dicentra spectabilis.*

Abgebildet: *Ranunculus bulbosus,* Taf. I, Fig. 4; *R. lanuginosus,* Taf. I, Fig. 5; *Caltha palustris,* Taf. I, Fig. 6, 7, Taf. II, Fig. 4; *Pulsatilla pratensis,* Taf. I, Fig. 8; *Aconitum Napellus,* Taf. I, Fig, 10; *Isopyrum thalictroides,* Taf. I, Fig. 11; *Thalictrum minus,* Taf. III, Fig. 7; *Papaver dubium,* Taf. I, Fig. 9; *Dicentra spectabilis,* Taf. I, Fig. 12.

Als ein typisches Beispiel des anatomischen Baues des Stengels dieser Gruppe kann die Art *Aconitum Napellus* dienen. Der Querschnitt durch den oberen Teil des kantigen Stengels zeigt unter der Epidermis eine mächtig ausgebildete Lage vom Chlorophyllparenchym (Taf. I, Fig. 10*b*), das sich an den ebenso stark angelegten Sclerenchymring *(c)* unmittelbar anlehnt. Die Stärkezellen, die in den später zu betrachtenden Arten der dritten Gruppe (vgl. Taf. II, Fig. 1) am äußeren Rande des Sclerenchymringes auftreten, kommen in den Arten der zweiten Gruppe nicht zum Vorschein. Der wellige innere Rand des Sclerenchymringes schmiegt sich an die halbmondförmigen Bastfasergruppen *(d)* an, die zu einem besonderen Ringe verschmelzen. Der Holzteil der Leitbündel ist schwach angelegt und ist von schwachen Sclerenchymscheiden umgeben, so daß das mechanische System des Stengels an der Außenseite der Siebbündel, somit im Pericykel ausgebildet ist.

In den Markparenchymzellen, die an die Holzteile anstoßen, beobachtet man zahlreiche Stärkekörner, besonders zu beiden Seiten der Holzteile. Diese Stärkezellen, deren Bedeutung ich in weiteren Abschnitten erklären werde, kommen in allen Arten dieser und der nächstfolgenden Gruppe in jüngeren Entwicklungsstadien vor (Taf. III, Fig. 7 *s*).

Unter Bezugnahme auf den Stengelbau der Arten erster Gruppe ist hervorzuheben, daß in den Arten der zweiten Gruppe eine Verschiebung des mechanischen Systems in den Pericykel erfolgt, eine Erscheinung, welche sich in der folgenden Gruppe noch in höherem Grade vollzieht.

Das von Solereder hervorgehobene Merkmal der Ranunculaceen, die V-förmige Entwicklung des Holzteiles,[1] wird dadurch betätigt, daß die einzeln stehenden Leitbündel an den Seiten sich stark entwickeln; dies ist aber auch in anderen Familien mit einzeln stehenden Leitbündeln, wie z. B. in der Familie *Geraniaceae* (Taf. III, Fig. 12) noch in höherem Grade zu beobachten.

Derartigen anatomischen Bau des Stengels, wie der beschriebene, weisen viele andere Arten dieser Gruppe auf, wie: *Actaea spicata*, *Thalictrum flavum*, *T. minus*, *T. angustifolium*; *Delphinium consolida*, *Papaver dubium*, *P. Rhoeas*, *Chelidonium majus*.

In allen diesen Arten beteiligen sich am Aufbau des Sclerenchymringes zwei Bestandteile: der eigentliche Festigungsring und die Bastfasergruppen, welche den Siebteil umfassen und sich gewöhnlich durch einen halbmondförmigen Querschnitt auszeichnen. Bemerkenswert ist, daß in der Familie *Papaveraceae* der Festigungsring sehr stark angelegt wird, die Bastfasergruppen dagegen sich schwächer entwickeln (Taf. I, Fig. 9). Die Arten der Gruppe *Anemoneae* und der Familie *Fumariaceae* besitzen einen gemischten, kontinuierlichen Sclerenchymring (Taf. I, Fig. 12), welcher aus Bastfasergruppen und dem dazwischen gelegenen sclerosierten Grundparenchym zusammengesetzt ist. Demselben anatomischen Bau begegnet man auch in den meisten Arten der Gattung *Ranunculus*, wie bei *R. acer*, *R. bulbosus* (Taf. I, Fig. 4), *R. auricomus*, *R. lanuginosus* und in der Art *Trollius europaeus*. In den Arten, die am feuchten Boden wachsen, wie *Caltha palustris* (Taf. I, Fig. 6, 7), *Ficaria ranunculoides*, *Ranunculus sceleratus*, besteht das mechanische System des Stengels nur aus Holzteilen der Leit-

---

[1] Solereder H., Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart 1899, p. 18.

bündel und aus Sclerenchymscheiden, welche jedes einzelne Leitbündel umgeben; diese Arten entbehren eines geschlossenen Sclerenchymringes.

Eine Übergangsform, welche als Bindeglied zwischen der zweiten und der nächstfolgenden Gruppe angesehen werden kann, bildet der Bau des Stengels von *Isopyrum thalictroides*. An der Außenseite der Siebteile werden im Stengel dieser Art keine Bastbündel angelegt; der Festigungsring, der unmittelbar an das Chlorophyllparenchym angrenzt, bildet somit das einzige mechanische System des Stengels, da der Holzteil der Leitbündel sehr schwach entwickelt ist (Taf. I, Fig. 11). Derartigen Stengelbau weisen ganze Familien auf, die der folgenden Gruppe angehören, wie: *Geraniaceae, Caryophyllaceae, Plantaginaceae, Primulaceae.*

Eine Stärkeschicht an der Außenseite des Festigungsringes, wie sie in übrigen Familien vorkommt, habe ich in den Familien der zweiten Gruppe weder in jüngeren, noch in älteren Entwicklungsstufen beobachtet. An diesen Stellen dagegen, wo die Bastfasergruppen zur Entwicklung gelangen, fand ich an den Querschnitten durch ganz junge Stengelteile zahlreiche bogenartig angeordnete Stärkezellen, welche die in Entwicklung begriffenen Bastfasergruppen umgeben, in kurzer Zeit aber, nach Maßgabe der Verholzung der Bastfasern, verschwinden, so daß schließlich nur einzelne Stärkezellen zu beiden Seiten des Siebbündels zu finden sind. Besonders auffallend tritt diese Erscheinung in vielen Arten der Gattung *Ranunculus* auf. Der Querschnitt durch einen jungen Knospenstiel von *Ranunculus bulbosus* (Taf. I, Fig. 4) zeigt am äußeren Rande der jungen Bastbündel, in denen die Bastfasern noch nicht verholzt sind, bogenartig angeordnete Stärkezellen *(s)*. Am Querschnitt, der durch einen jungen Stengelteil hergestellt ist, beobachtet man schon fertig ausgebildete Bastbündel; die Stärkezellen gruppieren sich damals nur an beiden Seiten der Siebteile (Taf. I, Fig. 5 *s*). In späteren Entwicklungsstufen verlieren auch diese Zellen ihre Stärkekörner, da das Wachstum der Bastbündel abgeschlossen ist.

Diese Anordnung der Stärkezellen liefert den Beweis, daß die Stärkekörner zum Aufbau der Bastfasergruppen dienen;

sind aber diese völlig ausgebildet, dann wird die Stärke überflüssig.

Noch auffallender gestaltet sich die Anordnung der Stärkezellen in jungen Stengeln von *Caltha palustris.* Wie schon erwähnt, wird im Stengel dieser Art kein geschlossener Sclerenchymring angelegt. Die Leitbündel, die ins Aërenchym eingebettet sind, werden von innen und von außen mit einer Sclerenchymscheide umgeben; an den Seiten vereinigen sich die Sclerenchymbelege. Der Querschnitt durch einen jungen Knospenstiel (Taf. I, Fig. 6) zeigt am ganzen Umfang der Leitbündel eine geschlossene Schicht von Stärkezellen *(s).* Sobald der Holzteil seine Sclerenchymscheide ausgebildet hat, verschwinden die Stärkekörner an der Außenseite derselben, verbleiben aber noch bei den Bastbündeln, da dieselben bei weitem mächtiger angelegt werden, was am Querschnitt eines älteren Stengels zu beobachten ist (Taf. II, Fig. 4 *s*). Nach Maßgabe der Verholzung der Bastfasergruppen büßen auch diese Stärkezellen ihren Inhalt ein, so daß am Umfang einer fertigen Sclerenchymscheide keine Stärkezellen mehr vorhanden sind (Taf. I, Fig. 7).

Sowohl die geschilderte Anordnung der Stärkezellen, als auch ihr zeitigeres Verschwinden an der Außenseite der Holzteile liefert den besten Beweis, daß der funktionelle Wert dieser Stärkezellen kein anderer ist als die Lieferung der Stärke für den Aufbau der Sclerenchymscheide, die das Leitbündel umgibt.

Dritte Gruppe.

Ein stark angelegter Sclerenchymring im Pericykel, dagegen Mangel an Bastfasergruppen und schwach entwickelte Holzteile in den Leitbündeln, bilden das charakteristische Merkmal der Arten der dritten Gruppe.

Die Leitbündel sind ins Grundparenchym eingebettet und zu einem oder zu zwei Kreisen am Umfang des Stengels angeordnet (vgl. Taf. II, Fig. 1). Am Gefäßteil wird keine Sclerenchymscheide angelegt, so daß derselbe gewöhnlich nur aus Gefäßen und Vasalparenchym besteht. In der Regel legen die Arten dieser Gruppe auch keine Bastfaserbelege an; das

mechanische System des Stengels besteht somit nur aus einem Sclerenchymring, der im Pericykel ausgebildet wird. Der Sclerenchymring ist in seinem äußeren Teile aus langgestreckten Sclerenchymzellen, im inneren aus sclerosiertem Parenchym zusammengesetzt und wächst von außen nach innen; die zuerst ausgebildete Sclerenchymschicht stößt unmittelbar an die chlorophyllführenden Zellen an.

Die Stärkezellen erscheinen als eine geschlossene Stärkeschicht am äußeren Rande des Sclerenchymringes; sie entstehen aus der innersten Zellschichte des Chlorophyllparenchyms der primären Rinde. Die Stärkeschicht der dritten Gruppe entspricht daher der Endodermis der Wurzel.

In diese Gruppe gehören die Arten der Familien: *Caryophyllaceae, Alcinaceae, Geraniaceae, Primulaceae, Plantaginaceae, Scleranthaceae, Cucurbitaceae, Saxifragaceae.* Ich habe folgende Arten untersucht: *Tunica prolifera, Dianthus Carthusianorum, Saponaria officinalis, Cucubalus baccifer, Silene Otites, S. vulgaris, S. nutans, Viscaria vulgaris, Coronaria flos cuculi, Melandryum album, Agrostemma Githago; Spergula arvensis, Stellaria holostea, Malachium aquaticum, Cerastium arvense*; *Geranium phaeum, G. palustre, G. pratense, G. sanguineum, G. Robertianum; Trientalis europaea, Lysimachia vulgaris, Androsace septentrionalis, Primula officinalis, Hottonia palustris; Plantago major, P. lanceolata, P. media; Bryonia alba, Cucumis sativus, Sicyos angulata; Scleranthus perennis; Parnassia palustris, Saxifraga granulata, Aristolochia Clematitis.*

Abgebildet: *Coronaria flos cuculi*, Taf. II, Fig. 1, *Silene Otites.* Taf. III, Fig. 5, 6; *Geranium pratense*, Taf. III, Fig. 12.

Der Querschnitt durch den mittleren Teil eines blühenden Stengels von *Coronaria flos cuculi* (Taf. II, Fig. 1) zeigt unter der Epidermis ein stark ausgebildetes Chlorophyllparenchym, dessen Zellen mit Chlorophyllkörpern dicht besetzt sind. Die Collenchymstränge werden an den Stengelkanten nicht angelegt, ein Merkmal, durch welches sich die kantigen Stengel dieser Gruppe auszeichnen. Eine Ausnahme bilden nur die Arten der Familie *Cucurbitaceae.* An die chlorophyllführenden Zellen grenzt nach innen die Stärkeschicht, die aus hellen, inhalts-

armen Zellen zusammengesetzt ist, in denen zerstreute Stärkekörner zu beobachten sind. An den Querschnitten, die aus den obersten Stengelteilen hergestellt sind, findet man in diesen Zellen neben den Stärkekörnern zahlreiche Chlorophyllkörper, ein Beweis, daß die Stärkeschicht aus der innersten Lage des Chlorophyllparenchyms entstanden ist. Die Stärkeschicht umschließt unmittelbar den Sclerenchymring, dessen erste Elemente sich dicht unter der Stärkeschicht ausbilden, worauf das Wachstum nach innen fortschreitet.

Die größeren Leitbündel verlaufen unter den Stengelkanten, die kleineren sind zwischen denselben zerstreut. Sie bilden keine Bastbündel aus, auch der Holzteil besitzt keine Sclerenchymscheide. Der Sclerenchymring bildet hauptsächlich das mechanische System des Stengels.

Der wesentliche Unterschied zwischen dem mechanischen Bau der Arten der vorhergehenden und der dritten Gruppe liegt darin, daß in den Arten der dritten Gruppe die Bastbündel zur Entwicklung nicht gelangen, sich somit an dem Bau des Sclerenchymringes nicht beteiligen, was in der zweiten Gruppe in hohem Maße vorkommt. In gewissen *Geranium*-Arten dringen die Fortsätze des Sclerenchymringes in die Siebteile der Bündel ein, wodurch eine strebeartige Verstärkung an der Innenseite des Sclerenchymringes erzeugt wird, was am Querschnitt durch den Stengel von *G. pratense* besonders auffällt (Taf. III, Fig. 12).

In allen übrigen Arten dieser Gruppe erreicht der Sclerenchymring die Siebteile, ohne besondere Fortsätze auch in späteren Entwicklungsstadien an seiner Innenseite zu bilden, wie dies bei *Plantago lanceolata* und *Primula veris* zu beobachten ist. In gewissen Arten schreitet die Verholzung des Grundparenchyms so weit fort, daß auch die primären Markstrahlen verholzt sind, wie bei *Lysimachia vulgaris* (Taf. II, Fig. 6, *c*); in anderen Arten, wie bei *Silene Otites*, *Androsace septentrionalis* umfaßt das verholzte Parenchym alle Holzteile der Leitbündel auch von der Innenseite derselben. Die Stengel der saftigen oder rankenden Arten weisen dagegen auch in späteren Entwicklungsstufen sehr schwachen, gewöhnlich aus zwei oder drei Zellagen bestehenden Sclerenchymring auf, was bei

Stellaria holostea, Cerastium arvense, Malachium aquaticum, Cucubalus baccifer vorkommt.

Wie schon hervorgehoben, entspricht in der Klasse der Dicotyledonen sehr selten die Stärkeschicht des Stengels der Endodermis der Wurzel. In den Arten der dritten Gruppe ist dies wenigstens genetisch der Fall. Die Stärkezellen entstehen hier nämlich aus der innersten Zellage des Chlorophyllparenchyms, sie liegen somit an der Grenze der primären Rinde und des Zentralzylinders. Dieselben enthalten anfänglich nur Chlorophyllkörper; später erscheinen in ihrem Inhalt winzige Stärkekörner, die in unteren Querschnitten immer größer werden; die Chlorophyllkörper verschwinden unterdessen. In späteren Entwicklungsstufen wird der Plasmainhalt ausgezehrt, die Stärkekörner sinken, da sie keine Stütze im dünnflüssigen Plasma finden, auf die unterste Zellwand. Endlich werden auch die Stärkekörner aufgelöst und aufgezehrt. Die Stärkezellen sind inhaltsleer und durchsichtig, sie heben sich dadurch von den umgebenden Parenchymzellen stark ab.

Den geschilderten Verlauf der Veränderungen im Inhalt der Stärkezellen weisen viele Arten dieser Gruppe auf. An diesen Arten bestätigt sich die Anschauung von Fischer, der zufolge ein inniger Zusammenhang zwischen der Auszehrung der Stärkezellen und dem Wachstumsvorgang des Sclerenchymringes stattfindet. Man bemerkt aber gleichzeitig an anderen Arten, daß die Auszehrung der Stärkezellen noch von der Ausbildung des angrenzenden Chlorophyllparenchyms beeinflußt wird. Bei schwacher Entwicklung des Chlorophyllparenchyms der Rinde erscheinen die Stärkezellen dicht unmittelbar unter der Stengelspitze und büßen in den unteren Stengelteilen ihren ganzen Inhalt ein. In den Arten dagegen, deren Rinde mit mächtiger Lage von Chlorophyllparenchym versehen ist, kommen die Stärkezellen gar nicht zum Vorschein, wie dies in der Art *Androsace septentrionalis* der Fall ist, oder sie kommen zwar auf einer kurzen Strecke unter der Stengelspitze vor, gewinnen aber später ihren ursprünglichen Inhalt — Protoplasma mit Chlorophyllkörpern — wieder. Hierher gehören: *Saxifraga granulata, Parnassia palustris, Geranium phaeum, G. sanguineum, G. palustre, Plantago major.* Dieses Verhalten

der Stärkezellen läßt schließen, daß die Stärkezellen ihre plastischen Stoffe von den chlorophyllführenden Zellen der Rinde erhalten und dieselben an den im Wachstum begriffenen Sclerenchymring abgeben. Bei raschem Ersatz der eingebüßten Stoffe, was bei stark ausgebildetem Chlorophyllparenchym der Fall ist, werden die Stärkezellen niemals übermäßig ausgezehrt. Sie erholen sich beim Nachlassen des Wachstums des Sclerenchymringes in tieferen Stengelteilen und erhalten ihren ursprünglichen Inhalt; sie gehören nun wieder zum Chlorophyllgewebe.

Diese Auffassung der funktionellen Bedeutung der Stärkezellen läßt sich noch auffallender unter Zuhilfenahme geeigneter Versuche begründen (vgl. Art. VII Versuche).

In der vergleichenden Übersicht des mechanischen Stengelbaues der Dicotyledonen, die Schwendener bearbeitet hat, wurde die genetische Seite des Sclerenchymringes nicht in Betracht gezogen.[1] Schwendener hat nämlich gar nicht auseinandergesetzt, ob der Sclerenchymring als reiner Festigungsring im Pericykel angelegt wird oder aus einem Festigungsring besteht, der mit den Bastfasergruppen verwachsen ist, oder schließlich aus Bastfasergruppen und dem dazwischen gelegenen sclerosierten Parenchym gebildet ist. Deshalb gehören die drei erörterten Gruppen bei Schwendener der ersten Gruppe an.

Das gemeinsame Merkmal dieser drei Gruppen ist, daß das mechanische System des Stengels vorwiegend oder ausschließlich im Pericykel liegt. Am auffallendsten tritt dieser Bau in der dritten Gruppe auf, welcher die Bastfasergruppen völlig abgehen. Der Stengelbau, dessen mechanisches System einen starken Festigungsring und schwach ausgebildete Holzteile der Leitbündel aufweist, findet sich in der Familie *Orchidaceae* vor; die Arten der drei ersten Gruppen zeichnen sich somit durch nahe Verwandtschaft mit den Monocotyledonen aus.

In den folgenden Gruppen begegnet man einem geschlossenen Sclerenchymringe sehr selten; er kommt nur in der

[1] Schwendener S., Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monocotylen. Leipzig 1874, p. 143.

Familie *Rosaceae*, und zwar in krautartigen Stengeln vor, wie z. B. bei *Geum urbanum, G. rivale, Fragaria vesca, F. collina, Potentilla argentea, Alchemilla vulgaris, Sanguisorba minor, S. officinalis, Agrimonia Eupatoria* (Taf. II, Fig. 3), *Filipendula Ulmaria.* Der Sclerenchymring dieser Arten besteht aus Bastfasergruppen, die zu einem geschlossenen Ringe vereinigt sind.

Vierte Gruppe.

Die Gefäßbündel sind zu einem regelmäßigen Kreise angeordnet und verbinden sich vermittels des Libriforms in einen geschlossenen Ring, der durch Cambiumtätigkeit nach außen zu wächst und in späteren Entwicklungsstufen des Stengels einen mächtigen Holzring bildet. Noch bevor der Holzring ausgebildet ist, werden an der Außenseite der Siebteile dicht nebeneinander liegende Bastfasergruppen angelegt, die sich in krautartigen Pflanzen zu einem geschlossenen Bastfaserring verbinden. In jungen Entwicklungsstadien des Stengels bildet dieser Bastfaserring das eigentliche mechanische System desselben; im späteren Alter übernimmt in strauch- und holzartigen Pflanzen diese Rolle der Holzring.

Die Stärkezellen erscheinen in der Rinde aller Arten dieser Gruppe nicht nur am Umfang des Bastfaserringes, sondern, wenn die Bastfasergruppen einzeln stehen, auch zwischen denselben. Sie bilden somit in diesem Falle keine regelmäßige Stärkeschicht; nur in krautartigen Stengeln mit geschlossenem Sclerenchymring lehnt sich die Stärkeschicht an die Außenseite desselben als eine regelmäßige Stärkescheide an.

Hierher gehören die Arten der Familien: *Rosaceae, Pomaceae, Amygdalaceae, Ulmaceae, Cupuliferae, Betulaceae, Salicaceae, Aceraceae, Tiliaceae, Malvaceae, Compositae.*

Aus diesen Familien habe ich folgende Arten untersucht: *Rosa canina, Rubus Idaeus, Dryas octopetala, Geum urbanum, G. rivale, Fragaria vesca, F. collina, Potentilla argentea, P. silvestris, P. verna, Alchemilla vulgaris, Sanguisorba officinalis, S. minor, Agrimonia Eupatoria, Filipendula Ulmaria, F. hexapetala, Aruncus silvester; Crataegus Oxyacantha, Pirus communis, P. malus, P. Aucuparia; Prunus Cerasus, P. Padus, P. spinosa; Ulmus campestris; Fagus silvatica, Quercus Robur,*

Corylus Avellana, Carpinus Betulus, Betula alba; Salix fragilis, S. aurita, Populus tremula, P. alba; Acer campestre, A. Negundo; Tilia cordata; Malva silvestris, M. alcea; Bellis perennis, Erigeron acer, Solidago Virga aurea, Inula britannica, Aster parviflorus, Stenactis bellidiflora, Xanthium strumarium, Galinsoga parriflora, Helichrysum arenarium, Artemisia campestris, A. vulgaris, Achilea millefolium, Tanacetum vulgare, Chrysanthemum Leucanthemum, Tussilago farfara, Arnica montana, Senecio Jakobaeus, Echinops banaticus, Cirsium rivulare, Carduus crispus, Lappa tomentosa, Serratula tinctoria, Centaurea Cyanus, C. Jacea, C. Rhenana, Lapsana communis, Cichorium Intybus, Leontodon hastilis, Prenanthes pupurea, Taraxacum officinale, Hieracium pilosella, H. umbellatum.

Abgebildet: *Agrimonia Eupatoria,* Taf. II, Fig. 3; *Crataegus Oxyacantha,* Taf. II, Fig. 2; *Tilia cordata,* Taf. II, Fig. 5; *Serratula tinctoria,* Taf. II, Fig. 6.

Als Beispiel des anatomischen Stengelbaues dieser Gruppe soll die Art *Sanguisorba officinalis* dienen. Betrachtet man bei schwacher Vergrößerung einen Querschnitt, der durch den unteren Teil eines blütentragenden Stengels hergestellt ist, so findet man an den größeren Kanten Collenchymstränge, die unter der Epidermis durch eine collenchymatische Zellschicht untereinander verbunden sind. Die größeren Collenchymstränge unterbrechen die sonst kontinuierliche Schicht des Chlorophyllparenchyms, welches von der in jungem Alter zwei Zellagen starken Stärkeschicht durch chlorophyllfreie Parenchymzellen getrennt ist. In späteren Entwicklungsstadien des Stengels beschränkt sich die Stärkeschicht nur auf eine Zellage stärkeführender Zellen, die sich an den Sclerenchymring anlehnen. Derselbe besteht aus Bastfasergruppen und aus dem dazwischen gelegenen sclerosierten Parenchym, welches sich nach innen zu zwischen die Gefäßteile fortsetzt. Es ist somit ein gemischter, ununterbrochener Sclerenchymring. In den Gefäßteilen beobachtet man die Cambiumtätigkeit, die sich jedoch auf interfasziale Räume nicht ausdehnt. Das Mark besteht aus großen inhaltsarmen Parenchymzellen.

In vielen anderen krautartigen Stengeln der Familie *Rosaceae* besteht der Sclerenchymring nicht aus den erwähnten zwei Gewebearten, sondern bildet einen homogenen Bastfaserring, wie man denselben an Querschnitten von *Agrimonia Eupatoria* (Taf. II, Fig. 3, *c*) und *Alchemilla vulgaris* beobachten kann.

Die Stengelquerschnitte der Baum- sowie Straucharten dieser Gruppe weisen keinen geschlossenen Sclerenchymring auf; die Bastfasergruppen werden nämlich durch Dickenwachstum des Stengels auseinandergeschoben. Nur in der Art *Carpinus Betulus* sind in jüngeren Entwicklungsstadien die Bastfasergruppen mittels Sclerenchymzellen miteinander verbunden. Sonst stehen zwar anfänglich die Bastbündel dicht beisammen, wie bei *Rosa canina* und *Crataegus Oxyacantha* (Taf. II, Fig. 2, *d*), werden aber durch die Cambiumtätigkeit bald voneinander entfernt.

Unter Bezugnahme auf den Umstand, daß der Sclerenchymring oder Bastfaserbündel der Arten dieser Gruppe in jungen Entwicklungsstadien des Stengels das mechanische System desselben bilden, später aber durch den Holzring ersetzt werden, nennt Schwendener den Bastfaserring das primäre mechanische System des Stengels.[1]

Bei dem Dickenwachstum des Holzringes durch Cambiumtätigkeit beschränkt sich die Bastbildung in gewissen Arten auf den ersten Bastbündelring, wie z. B. bei *Rosa canina*, *Crataegus Oxyacantha*, *Prunus Padus*; in zahlreichen Arten werden aber mehrere Ringlagen von Bastbündeln in der Rinde angelegt. Dies kommt in vielen Baumarten vor, wie bei *Pirus Aucuparia*, *Juglans nigra*, *Castanea vesca*, *Quercus Robur*, *Salix fragilis*, *Tilia cordata* (Taf. II, Fig. 5). In diesen Arten werden in einer Vegetationsperiode gewöhnlich mehrere Ringlagen ausgebildet. Am Querschnitt eines zweijährigen Stengels von *Salix fragilis* findet man deren vier Lagen; in zweijähriger Lindenrinde sogar elf Lagen. Mit Rücksichtnahme auf den Umstand, daß an der Außenseite der Siebteile in gewissen Arten nur einfache Ringlagen von Bastfasergruppen, in anderen

---

[1] Schwendener J. S., l. c., p. 144.

dagegen außer der Ringlage noch einzelne Bastfasern, in vielen schließlich mehrere Ringlagen von Bastbündeln zutage treten, hat Schwendener diese Gruppe in drei gesonderte Gruppen eingeteilt.[1] Ich habe aber, die Anordnung und Entwicklung der Stärkezellen ins Auge fassend, keine Veranlassung gefunden, diese Arten in mehrere Gruppen zu trennen.

Die Stärkezellen erscheinen im Rindenparenchym seit dem Augenblick, wo die ersten Spuren von Bastbündeln zum Vorschein kommen; sie umfassen anfänglich zwei oder drei Zelllagen, die an die Bastfasergruppen anstoßen. In späteren Entwicklungsstadien des Stengels, in welchen das Wachstum nicht so rasch vor sich geht, wird die Stärkeschicht auf eine Zellage beschränkt, besonders wenn die Bastfasergruppen einen geschlossenen Ring bilden (vgl. Taf. II, Fig. 3, *s*). Werden die einzelnen Bastbündel beim Dickenwachstum voneinander getrennt, dann sind die Stärkezellen auch zwischen den Bastbündeln zu beobachten (vgl. Taf. II, Fig. 2; Taf. II, Fig. 5, *s*). In den Stengelarten, welche mehrere Ringlagen von Bastbündeln anlegen, erscheinen die Stärkezellen bald nur in der Umgebung der äußeren Bastbündel, bald sind sie in der Nähe aller Bastbündel der sekundären Rinde zu beobachten, z. B. in den Arten *Pirus Aucuparia*, *Tilia cordata* (Taf. II, Fig. 5, *s*).

In der Familie *Compositae* besteht die Stärkeschicht nur aus einer Zellage von Stärkezellen, die einen regelmäßigen Bau aufweisen und die Bastbündel von außen umschließen. In dieser Familie ist noch die Entwicklung des mechanischen Systems des Stengels beachtenswert. Diejenigen Arten nämlich, welche der Unterfamilie *Tubuliflorae* angehören, weisen einen Stengelbau auf, der mit dem geschilderten Bau von *Sanguisorba officinalis* übereinstimmt, was am Querschnitt von *Serratula tinctoria* zu beobachten ist (Taf. II, Fig. 6). Alle Arten der Unterfamilie *Liguliflorae,* welche in ihren Geweben Milchsaft enthalten, legen schwächere Bastfasergruppen an, und zwar später als der Holzring ausgebildet wird, wodurch ein Übergang in die folgende Gruppe vermittelt wird.

---

[1] L. c., p. 145 und 146.

Fünfte Gruppe.

Der anatomische Bau des Stengels der hierher gehörenden Arten kennzeichnet sich durch die Verlegung des mechanischen Gewebes auf die Innenseite des Cambiumringes. In der vorhergehenden Gruppe bildeten noch die Bastbündel, wenigstens in jungen Entwicklungsstadien, das mechanische Gewebe des Stengels. Die Arten der fünften Gruppe legen schon in ganz jungem Alter einen starken Holzring an, der aus Gefäßteilen und Libriform besteht. Die Bastfasergruppen oder einzelne Bastfasern, die in der sekundären Rinde vieler Arten vorkommen, werden zu spät ausgebildet, als daß sie eine mechanische Bedeutung für den Stengel haben könnten. Augenscheinlich kommt diesem Gewebe die Rolle der Rückbildungsgewebe zu.

Die Familien dieser Gruppe weisen eine große Mannigfaltigkeit in der Entwicklung und Verteilung der Bastbündel; sie lassen sich in eine Reihe anordnen, gegen deren Ende hin ein langsames Schwinden der Bastfasern und ein Übergang in die folgende Gruppe, die keine Bastbündel anlegt, zu beobachten ist. In gewissen Familien bilden nämlich noch alle Arten, an der Außenseite größerer Siebbündel, Bastfasergruppen oder zerstreute Bastfasern aus; hierher gehören: *Cruciferae, Papilionaceae, Onograceae, Lythraceae, Euphorbiaceae, Convolvulaceae, Solanaceae.* Die Arten der weiteren Familien verhalten sich verschieden; in einzelnen Arten kommen noch schwache Bastbündel vor, in vielen aber sind dieselben auch in späten Entwicklungsstufen nicht zu finden. Dies beobachtet man in den Familien *Scrofulariaceae* und *Labiatae.* Schließlich gibt es Familien, in deren Rinde keine Bastfasern ausgebildet werden; an ihre Stelle treten aber prosenchymatische Elemente auf, die gewöhnlich zwei Zellagen einnehmen und offenbar in Vertretung der Bastfasern angelegt werden. Dieses Gewebe beobachtet man in den Familien *Valeriaceae* und *Dipsacaceae.* Unter Bezugnahme auf das angegebene Verhalten der mechanischen Bestandteile der Rinde habe ich diese Gruppe in drei Abteilungen eingeteilt.

Der fünften Gruppe gehören folgende Familien an: *Umbelliferae, Papilionaceae, Cruciferae, Violaceae, Onagraceae, Lythraceae, Convolvulaceae, Solanaceae, Verbenaceae, Scrofulariaceae, Labiatae, Valerianaceae, Dipsaceacae.*

Aus diesen Familien habe ich folgende Arten untersucht: *Sanicula europaea, Astrantia major, Eryngium campestre, E. planum, Falcaria vulgaris, Aegopodium Podograria, Carum Carvi, Selinum Carvifolia, Peucedanum Oreoselinum, Daucus Carota, Torilis Anthriscus, Chaerophyllum temulum; Cytisus Ratisbonensis, Lupinus luteus, L. albus, Melilotus albus, M. officinalis, Trifolium pratense, T. alpestre, T. incarnatum, T. fragiferum, T. montanum, T. hybridum, Anthyllis vulneraria, Lotus corniculatus, Robinia pseudoacacia, Astragalus Cicer, Coronilla varia, Onobrychis viciaefolia, Orobus vernus; Arabis arenosa, A. hirsuta, A. glabra, Sisymbrium officinale, Alliaria officinalis, Erisymum cheiranthoides, Thlaspi arvense, Capsella Bursa pastoris, Camelina sativa, Berteroa incana, Neslea paniculata*; *Viola tricolor, V. Riviniana*; *Epilobium angustifolium, E. Dodonaei, E. parviflorum, E. roseum, Oenothera biennis, Circaea lutetiana; Lythrum salicaria; Euphorbia Cyparissias, E. helioscopia; Convolvulus arvensis, C. sepium; Lycium barbarum, Solanum Dulcamara, S. nigrum, S. tuberosum, Hyoscyamus niger, Datura Stramonium; Verbascum Thapsus, V. Lychnitis, Scrofularia nodosa; Linaria vulgaris, L. minor, Veronica Chamaedrys, V. Anagallis, V. Teucrium, V. spicata, V. verna, Melampyrum arvense, M. nemorosum, Alectorolophus minor, A. major, Euphrasia officinalis, E. verna; Verbena officinalis; Salvia pratensis, Thymus serphyllum, Calamintha Acinos, Lamium album, Clinopodium vulgare, Galeobdolon luteum, Galeopsis pubescens, Stachys recta, S. silvatica; Valeriana officinalis, Valerianella dentata; Dipsacus silvester, Scabiosa columbaria, Succisa pratensis, Knautia arvensis.*

Abgebildet: *Trifolium incarnatum,* Taf. II, Fig. 7; *Capsella Bursa pastoris,* Taf. II, Fig. 10; *Epilobium angustifolium,* Taf. II; Fig. 11; *Solanum Dulcamara,* Taf. II, Fig. 9; *Veronica spicata,* Taf. II, Fig. 8.

Erste Abteilung.

In diese Abteilung gehören folgende Familien: *Umbelliferae, Papilionaceae, Cruciferae, Violaceae, Onagraceae, Lythraceae, Euphorbiaceae, Convolvulaceae, Solanaceae.* In den Arten dieser Familien werden an der Außenseite größerer Leitbündel Bastfasergruppen ausgebildet, welche in gewissen Familien, wie *Umbelliferae* und *Papilionaceae* noch in späten Entwicklungsstufen des Stengels einen collenchymatischen Bau aufweisen. In anderen Familien entstehen echte Bastfaserbündel, jedoch erst nach der Ausbildung des Holzringes, der somit schon in jungen Entwicklungsstufen des Stengels als das wesentliche Skelettgewebe desselben anzusehen ist.

Der anatomische Bau einiger Arten der Familie *Umbelliferae* erinnert an die anatomischen Verhältnisse der Familie *Compositae,* nämlich der Unterfamilie *Tubuliflorae.* So sind z. B. in den Arten *Astrantia major* und *Sanicula Europaea* die Siebteile dieser Bündel ringsum mit dem Sclerenchymgewebe umgeben, ebenso wie bei *Serratula tinctoria* (Taf. II, Fig. 6). Der Stengelbau anderer Arten stimmt vorwiegend mit dem der Unterfamilie *Liguliflorae.* Der Unterschied besteht nur darin, daß an der Außenseite jedes Siebteiles ein Harzgang auftritt, der das Bastbündel, respektive Collenchymbündel von dem Siebteil trennt. Daß die Collenchymbündel der Umbelliferen den Bastbündeln anderer Familien entsprechen, beweist der Umstand, daß in zahlreichen Arten die Elemente des Collenchymbündels im späteren Alter an der Innenseite desselben in echte Bastfasern umgewandelt werden.

Die Gattung *Trifolium* liefert auch den Beweis, daß die Collenchymbündel in Vertretung der Bastfaserbündel vorkommen können. In dem oberen und mittleren Dritteil des Stengels einer beliebigen Kleeart, wie z. B. bei *Trifolium incarnatum,* beobachtet man zur Blütezeit an der Außenseite der Siebteile mächtige, halbmondförmige Collenchymbündel *(a),* die von Stärkezellen kranzartig umgeben sind (Taf. II, Fig. 7). Nach dem Verblühen verholzen die Elemente der Collenchymbündel, die in Bastfasergruppen umgewandelt werden; gleich-

zeitig wird eine Verbindung mittels sclerosierten Grundparenchyms zwischen zwei benachbarten Bastbündeln angelegt.

Die Stärkezellen umgeben in allen *Trifolium*-Arten jedes Collenchymbündel, treten dagegen zwischen den Bündeln nicht auf. Dies beobachtet man in allen Arten der Familie *Papilionaceae*, deren Leitbündel in größeren Entfernungen voneinander stehen, wie bei *Anthyllis vulneraria*, *Onobrychis viciaefolia*. Bei dichterer Anordnung der Leitbündel vereinigen sich die Stärkesicheln in eine geschlossene Stärkeschicht, z. B. bei *Coronilla varia*, *Melilotus albus*.

In der Familie *Cruciferae* besteht der Holzring abwechselnd aus Holzteilen der Leitbündel und aus dem dazwischen gelegenen Libriform (Taf. II, Fig. 10, *l*), welches sich nach außen hin bis an die Stärkeschicht fortsetzt *(s)*. Die Außenseite der Siebteile ist mit weitlumigen bastfaserartigen Elementen umgeben. Solchen Stengelbau weisen zahlreiche Arten auf wie: *Capsella Bursa pastoris*, *Alliaria officinalis*, *Neslea paniculata*, *Erisymum Cheiranthoides*, *Arabis arenosa*, *Turritis glabra*, *Thlaspi arvense*, *Sisymbrium officinale*. In der Art *Arabis hirsuta* sind die Bastfasergruppen mit dem Libriform verwachsen, wodurch die Siebteile von allen Seiten mit verholzten Elementen umgeben sind. Die Stärkezellen bilden in dieser Familie eine geschlossene Schicht, die sich abwechselnd an Bastfasergruppen und an Libriform anlehnt. Diese Zellen verlieren in den meisten Arten schon in der oberen Stengelhälfte ihren Inhalt; sie werden leer und durchsichtig. Nur in saftigen, stark belaubten Stengeln, wie bei *Alliaria officinalis* sind dieselben noch in den unteren Stengelteilen stärkehaltig.

Die Arten der Familie *Onagraceae* zeichnen sich dadurch aus, daß ihre Bastfasern nur zu kleinen, einige Fasern umfassenden Gruppen vereinigt sind. Diese Bastfasergruppen sind zahlreich, unregelmäßig in der sekundären Rinde zerstreut (Taf. II, Fig. 11, *d*). Das Cambium umfaßt als ununterbrochener Ring den ganzen Holzring, der aus regelmäßig gebautem Mestom besteht. Die Bastfasergruppen der Rinde werden — mit Ausnahme bei *Circaea lutetiana* — in späteren Entwicklungsstufen mit der Borke weggeworfen. An der Innenseite der Bastfasergruppen werden nämlich Fellogenschichten angelegt, die

zahlreiche dünnwandige Korkschichten ausbilden (Taf. II, Fig. 11, *k*). Die absterbende Borke trennt sich bald von der inneren Rinde und fällt weg.

An den Arten dieser Familie habe ich eine Beobachtung gemacht, daß in denselben vor dem Auftreten der Fellogenschicht an der Innenseite der Bastfasergruppen eine besondere Stärkeschicht zum Vorschein kommt. Diese Stärkeschicht nimmt somit in bezug auf die Bastbündel eine entgegengesetzte Lage ein als die gewöhnlichen Stärkezellen, die an der Außenseite derselben, und zwar in jüngerem Entwicklungsstadium des Stengels sich ausbilden. Mit Rücksichtnahme auf den Umstand, daß das Vorkommen dieser zweiten Stärkeschicht einen Einblick in die Ursachen des Auftretens der Stärkezellen gewährt, will ich an dieser Stelle die Veränderungen, die in der sekundären Rinde zutage treten, eingehender erörtern.

Betrachtet man bei schwacher Vergrößerung unter dem Mikroskop einen Querschnitt, der durch einen jungen, noch knospenlosen Stengel von *Epilobium angustifolium* unter der Stengelspitze hergestellt wurde, so findet man an der Außenseite der Bastfasern eine unregelmäßig angelegte Stärkeschicht, deren Stärkezellen auch zwischen den Bastbündeln auftreten. Die einzelnen Bastbündel enthalten nur wenige Bastfasern. Die Anzahl der Bastfasergruppen wächst mit dem Alter des Stengels, sie vereinigen sich aber niemals in einen geschlossenen Bastfaserring. Noch bevor die Bastbündel ihr Wachstum abgeschlossen haben, also zur Zeit, in welcher die äußeren Stärkezellen ihre Stärkekörner noch enthalten, erscheinen an unteren Querschnitten andere Stärkezellen, die, wie schon erwähnt, an der Innenseite der Bastbündel vorkommen (Taf. II, Fig. 11, *s*). Die Anzahl dieser Stärkezellen vermehrt sich bald, so daß dieselben an weiteren Querschnitten eine geschlossene Stärkeschicht bilden. Schließlich verschwinden die Stärkekörner in der äußeren Stärkeschicht, sobald die Bastfasern schon fertig ausgebildet sind; nur die innere Stärkeschicht enthält reichliche Stärkekörner.

Die Anhäufung der Stärkekörner in dieser neuen Zellschicht verrät die begonnene Bildung eines neuen Gewebes,

welches bei seinem Wachstum die Proteinstoffe verbraucht, wodurch sich die im Plasmainhalt aufgelöste Stärke ausscheidet. Die Erklärung dieses Vorganges findet man in weiteren Querschnitten. Dieselben zeigen an der Innenseite der Bastfasergruppen eine Fellogenschicht (Taf. II, Fig. 11 *f*), welche in kurzer Zeit mehrere Korkzellagen nach außen erzeugt *(k)*. Die Zellwände der Korkzellen zeichnen sich durch ihre braune Färbung aus. In späteren Entwicklungsstufen stirbt der untere Teil der Rinde ab; er springt an verschiedenen Stellen und wird bald abgeworfen.

Derartiges Auftreten einer äußeren und einer inneren Stärkeschicht mit darauffolgender Peridermbildung habe ich auch in folgenden Arten der Familie *Onagraceae* beobachtet: *Epilobium Dodonaei*, *E. parviflorum*, *Oenothera biennis*. Die Fellogenschicht bleibt in allen diesen Arten an der Innenseite der Korkschichten (zentripetale Teilungsfolge); die Zellen der inneren Stärkeschicht enthalten Stärkekörner, solange sich aus der Fellogenschicht neue Korkschichte ausbilden.

Die innere Stärkeschicht (s_1) steht in derselben Wechselbeziehung mit der Ausbildung der Peridermschichten, wie die äußere Stärkeschicht mit dem Wachstum der Bastfasergruppen. Die Zellen der normalen (äußeren) Stärkeschicht erscheinen an der Außenseite der im Wachstum begriffenen Bastfasergruppen; dieselben erhalten ihre plastischen Stoffe von dem angrenzenden Chlorophyllparenchym der primären Rinde und versorgen mit nötigen Baustoffen die jungen in Ausbildung begriffenen Bastfasern. Die Fellogenschicht wird von einer besonderen inneren Stärkeschicht begleitet, da die plastischen Stoffe nicht von außen, sondern nur von den Siebbündeln zugeleitet werden können; die Peridermschicht schließt nämlich den Zutritt der Baustoffe von außen aus. Die Stärkeschicht erscheint somit immer dicht an der Grenze des im Wachstum begriffenen Gewebes, und zwar an der Seite desselben, von welcher der Zufluß der Baustoffe erfolgt.

Wie in der Familie *Onagraceae* sind die Bastfasern in den Arten der Familie *Euphorbiaceae* in kleinen Gruppen oder sogar einzeln in der sekundären Rinde zerstreut. Die Stärkeschicht ist in jungen Entwicklungsstufen geschlossen; später

besteht dieselbe aus unregelmäßig zerstreuten Zellen oder Zellgruppen, stellenweise ist sie zweischichtig und enthält noch zur Fruchtzeit des Sprosses in oberer Stengelhälfte kleine Stärkekörner. Die Arten der Familie *Solanaceae* bilden einen starken Holzring aus, der jedoch nur in gewissen Arten, wie *Hyoscyamus niger*, *Solanum Dulcamara*, *Lycium barbarum*, einen regelmäßigen Bau aufweist. Das Cambium ist am ganzen Umfange des Holzringes tätig. Die Stärkeschicht, die schon in ganz jungen Entwicklungsstadien schön ausgebildet wird, ist in vielen Arten einschichtig, wie bei *Solanum tuberosum*, *S. nigrum*, *Datura Stramonium*; in vielen anderen dagegen enthält dieselbe zwei oder drei Zellagen stärkeführender Zellen. In letzterem Falle sind die Bastfasergruppen von allen Seiten mit Stärkezellen umgeben. Auffallend ist das Auftreten von Bastbündeln in der Art *Lycium barbarum*: sie werden an den Stengelkanten im Chlorophyllparenchym dicht unter der Epidermis ausgebildet, eine Erscheinung, die noch in der Familie *Umbelliferae* vorkommt, wo die kantenständigen Collenchymbündel in späteren Entwicklungsstadien zu echten Bastbündeln umgewandelt werden, was u. a. bei *Peucedanum Oreoselinum* zu beobachten ist.

Bei der Untersuchung der Stärkeschicht, die mehrere Zelllagen umfaßt, begegnet man, besonders bei *Solanum Dulcamara*, *Lycium barbarum*, an Querschnitten älterer Stengel Veränderungen, die in bezug auf Peridermbildung beachtenswert sind; diese Veränderungen und ihre Bedeutung will ich näher angeben.

In der Art *Solanum Dulcamara* zeigen die Querschnitte junger Stengel eine Anhäufung von Stärkezellen in der Umgebung der Bastfasergruppen, und zwar solange noch die Bastfasern im Wachstum begriffen sind. Sobald aber das Wachstum der Bastfasern abgeschlossen ist, werden alle Parenchymzellen der primären Rinde, sogar die des Chlorophyllparenchyms mit Stärkekörnern erfüllt. Die Zahl der Chlorophyllkörper nimmt in dieser Zeit bedeutend ab; schließlich verschwinden dieselben völlig. Die größte Anhäufung von Stärkekörnern beobachtet man in den Parenchymzellen, die an die Epidermis angrenzen (Taf. II, Fig. 9). Die Querschnitte,

die durch weitere Stengelstücke hergestellt sind, lassen dicht unter der Epidermis eine Fellogenschicht erkennen; dieselbe ist aus der subepidermalen Parenchymschicht entstanden. Die neugebildete Fellogenschicht *(f)* liefert bald in zentripetaler Teilungsfolge zahlreiche Korkzellagen *(k)*; die äußeren derselben, deren Zellwände dick und braun geworden sind, werden in Form von Schuppen abgeworfen.

Eine ähnliche Erscheinung tritt bei *Lycium barbarum* auf, sie umfaßt nur andere Zellschichten. Die Stärkezellen kommen in jungen Querschnitten als eine unregelmäßige Schicht in der Umgebung prosenchymatischer, dünnwandiger Elemente vor, die an der Außenseite der Siebteile auftreten. Die Bastfasergruppen zeichnen sich dadurch aus, daß sie nicht die Siebteile begleiten, sondern an den Stengelkanten, ins Chlorophyllparenchym eingebettet, zu beobachten sind. Tiefere Querschnitte zeigen eine Stärkeschicht, die stellenweise bis sechs Zellagen stark ist; der äußere Rand derselben ist eben, am inneren Rande bilden sich dagegen Fortsätze, die in Markstrahlen übergehen. An der Außenseite dieser Stärkeschicht erscheint an Querschnitten durch noch ältere Stengelstücke eine Fellogenschicht, aus welcher sich in kurzer Zeit zahlreiche Korkzellagen ausbilden. Die primäre Rinde wird in diesem Falle von den wachsenden Geweben des Stengels durch das Periderm getrennt und stirbt bald ab.

Die geschilderte Peridermbildung beider angeführten Arten bietet ein Beispiel, daß das Auftreten von Stärkekörnern in einem ursprünglich gleichartigen Parenchymgewebe eine Erscheinung bildet, welche der Ausbildung einer neuen Gewebeart vorausgeht. Der Verbrauch der plastischen Stoffe, die zum Wachstum des Periderms notwendig sind, bedingt eine Anhäufung von Stärkekörnern in den benachbarten Parenchymzellen: die Stärkekörner werden nämlich erst zuletzt verbraucht, die Proteinstoffe verschwinden zuerst, wodurch die ursprünglich aufgelöste Stärke ausgeschieden wird.

Zweite Abteilung.

Viele Arten dieser Abteilung weisen auch in späteren Entwicklungsstufen keine Bastfasergruppen auf, nur in gewissen

Arten kommen kleinere oder größere Bastbündel vor. Zahlreich sind die Arten ohne Bastfasergruppen in der Familie *Scrofulariaceae*, noch zahlreicher in der Familie *Labiatae*.

Die Familie *Scrofulariaceae* steht, was die Verteilung der Bastfasergruppen anbetrifft, der vorhergehenden Abteilung am nächsten. Das mechanische System besteht aus dem Holzringe, der durch gleichmäßige Tätigkeit des Cambiums gebildet wird. Die Bastfasern erscheinen in der sekundären Rinde überhaupt erst in späteren Entwicklungsstufen, in einzelnen Arten nach dem Verblühen des Sprosses, wie z. B. bei *Veronica spicata*, *Euphrasia officinalis*, *E. verna*, *Linaria vulgaris*, und zwar als Gruppen aus wenigen Bastfasern oder einzelne Bastfasern. Größere Bastbündel kommen nur in der Gattung *Verbascum* vor, wie bei *V. Thapsus*, *V. Lychnitis*.

In der Rinde der übrigen Arten, die ich aus dieser Familie untersuchte, sind die Bastfasergruppen auch in späten Entwicklungsstadien nicht nachzuweisen. Hierher gehören: *Veronica Anagallis*, *V. verna*, *V. latifolia*, *V. Chamaedrys*, *Melampyrum arvense*, *M. nemorosum*. Dem ungleichen Vorkommen der Bastbündel in den genannten Arten entsprechend, weisen die Stärkezellen in ihrer Verteilung eine große Verschiedenheit auf. In den Arten *Verbascum Thapsus* und *V. Lychnitis* umgeben die Stärkezellen ihre Bastfasergruppen von außen und von beiden Seiten; sie fehlen nur an der Innenseite derselben. Eine geschlossene, regelmäßige Stärkeschicht tritt nur in der Rinde derjenigen Arten auf, welche entweder keine oder nur einzeln zerstreute Bastfasern enthalten, wie in den Gattungen: *Linaria*, *Melampyrum*, *Veronica*. Sie verliert in kurzer Zeit ihre Stärkekörner in der Gattung *Veronica*, so daß die Stärkezellen zur Blütezeit leer und durchsichtig sind; in anderen Arten kommen dagegen noch nach dem Verblühen zahlreiche Stärkekörner vor. So findet man in den Querschnitten unterer Stengelteile von *Scrofularia nodosa*, *Linaria vulgaris*, *Melampyrum arvense*, *M. nemorosum* Stärkekörner in fast allen Stärkezellen der Rinde.

An die letztgenannten Arten schließen sich die Arten der Familie *Labiatae* an. Das Vorkommen von Bastbündeln ist hier nämlich nur an einzelne Arten beschränkt. Ich fand dieselben

nur bei *Stachys recta, S. silvatica* und *Salvia pratensis.* Größere, kantenständige Bastbündel bestehen gewöhnlich nur aus einer Lage von Bastfasern; zwischen den Kanten beobachtet man auch stellenweise zerstreute Bastfasern. In den übrigen untersuchten Arten habe ich keine Bastfasern gefunden; hierher gehören: *Calamintha Acinos, Galeopsis pubescens, Galeobdolon luteum, Thymus Serpyllum, Lamium album, Clinopodium vulgare.* Nur stark angelegte Collenchymstränge treten als mechanisches System der Rinde an den Kanten auf. Die Stärkezellen bilden in allen Arten der Familie *Labiatae* eine geschlossene einschichtige Stärkescheide, welche sich an die Siebteile anlehnt. Wo die Bastfasergruppen vorkommen, werden auch diese von der Stärkeschicht umschlossen. Der Inhalt der Stärkezellen wird in kurzer Zeit resorbiert; schon oberhalb der Stengelhälfte sind in den meisten Arten keine Stärkekörner zu beobachten.

Der Stengelbau der Art *Verbena officinalis* kennzeichnet sich durch die an den Stengelkanten stark ausgebildeten Bastbündel. Die Stärkescheide stimmt in ihren Eigenschaften mit der der Labiaten überein.

Dritte Abteilung.

Die Arten der Familien *Valerianaceae* und *Dipsacaceae* bilden eine Übergangsstufe zwischen allen vorhergehenden Familien, die Bastfaserbündel in der sekundären Rinde anlegen, und den folgenden, deren Rinde keine Bastfasern aufweist. In der Rinde dieser Familien entsteht am Umfange der Siebteile ein geschlossener Ring aus einem besonderen, gewöhnlich zweischichtigen Gewebe, dessen Elemente lang, dünnwandig und weitlumig sind. Daß diese Elemente dem Bastfaserring entsprechen, beweist der Umstand, daß dieselben, wie die Bastfasern, von einer geschlossenen Stärkeschicht begleitet werden.

Der Querschnitt durch einen jungen Stengelteil von *Valeriana officinalis* zeigt in der primären Rinde eine stark ausgebildete Lage von Chlorophyllparenchym, die nur an den Kanten durch Collenchymbündel von der Epidermis getrennt ist. Auf diese folgt die einschichtige Stärkeschicht, welche sich

an die erwähnten Bastelemente anlehnt. Die radialen Wände der weitlumigen Elemente verlaufen gewöhnlich in schiefer Richtung; die Elemente selbst kennzeichnen sich dadurch, daß sie durchsichtig erscheinen. Der Holzring, der durch Cambiumtätigkeit angelegt wird, besteht vorwiegend aus dünnwandigem Libriform; nur an den Kanten kommen Leitbündel vor. Solereder spricht die Ansicht aus, daß *Valerianaceae* in der Stengelrinde eine deutliche großzellige Endodermis aufweisen, der Hartbast hingegen fehlt.[1] Die erwähnten großzelligen Elemente dürfen aber nicht als Endodermis angesehen werden, da außerhalb derselben die Stärkeschicht zum Vorschein kommt, welche gewöhnlich als Endodermis aufgefaßt wird.

Denselben Bau weist der Stengel von *Valerianella dentata* auf; sie enthält in der Rinde zwei Zellagen von geschilderten Bastelementen, die in späteren Entwicklungsstufen verholzen.

Die Stärkeschicht ist immer einschichtig, in jungen Sprossen bis zur Stengelbasis stärkehaltig. Nach dem Verblühen verschwinden die Stärkekörner und sind nur noch dicht unter den Blütenständen zu beobachten.

In der Familie *Dipsacaceae* besteht die Bastschicht ebenfalls aus dünnwandigen Elementen, die am Querschnitte regelmäßig viereckig erscheinen. Die Stärkeschicht verliert schon in jungem Alter die Stärkekörner, ihre Zellen sind noch vor dem Verblühen des Sprosses leer und durchsichtig. Denselben Bau weist auch die Art *Jasione montana*, die der Familie *Campanulaceae* angehört, auf (nächste Gruppe).

Sechste Gruppe.

In der sekundären Rinde der Arten der fünften Gruppe bildeten die Bastfaserbündel ein in Rückbildung begriffenes Gewebe. Die Arten der sechsten Gruppe kennzeichnen sich durch völligen Mangel an Bastfaserelementen in der Rinde: dieser Bau bildet hierdurch einen Gegensatz zum Rindenbau aller vorhergehenden Gruppen. In dieser Gruppe gelangt der typische Stengelbau der Dicotyledonen zur völligen Ausbildung. Bemerkenswert ist auch der Umstand, daß mit den Bastbündeln

---

[1] H. Solereder, l. c., p. 513.

gleichzeitig die Collenchymstränge verschwinden. Das mechanische Gewebe beschränkt sich ausschließlich auf den Holzring, der vorwiegend aus Holzprosenchym zusammengesetzt ist. Die Rinde enthält in jungem Alter gewöhnlich nur Chlorophyllparenchym; in späteren Entwicklungsstufen sind einige innere Schichten, die an Siebteile angrenzen, chlorophyllfrei.

Die Stärkezellen sind in der Regel zu einer geschlossenen, eine Zellage starken Schicht angeordnet; sie unterscheiden sich von dem angrenzenden Parenchymgewebe durch ihren regelmäßigen Bau; sie sind länglich viereckig am Querschnitte (Taf. II, Fig. 12, *s*). Schon in jungem Alter des Stengels verlieren die Stärkezellen ihren Inhalt; dann fallen dieselben als eine durchsichtige, mit braunen Zellwänden versehene Schicht auf.

Hierher gehören folgende Familien: *Campanulaceae, Balsaminaceae, Boraginaceae, Crassulaceae, Gentianaceae, Rubiaceae, Hypericaceae.* Aus diesen Familien habe ich nachstehende Arten untersucht: *Jasione montana, Phyteuma orbiculare, P. spicatum, Campanula patula, C. persicifolia, C. glomerata; Impatiens Noli tangere, I. parviflora; Cynoglossum officinale, Archusa officinalis, Nonnea pulla, Symphytum tuberosum, Pulmonaria officinalis, P. angustifolia, Cerinthe minor, Echium vulgare, Lithospermum officinale, L. arvense, Myosotis hispida; Sedum acre, S. album, S. maximum; Gentiana lutea, G. purpurea, G. asclepiadea, G. pneumonanthe, Erythraea Centaureum; Galium verum, G. Mollugo, G. silvaticum, G. silvestre, Asperula Cynanchica; Hypericum perforatum, H. quadrangulum, H. montanum.*

Abgebildet: *Galium verum,* Taf. II, Fig. 12.

Ein Bindeglied zwischen den Arten der fünften und der sechsten Gruppe bildet die Art *Jasione montana,* welche den Stengelbau der Familie *Dipsacaceae* aufweist; hierdurch wird die nahe Verwandtschaft dieser Familien begründet. Der Querschnitt durch den unteren Stengelteil von *Campanula glomerata* zeigt unter der Epidermis mehrere Zellagen von Chlorophyllparenchym, auf welches ein großzelliges Grundgewebe ohne Chlorophyllkörper folgt. In jungen, noch nicht blütentragenden Stengeln reicht aber das Chlorophyllparenchym bis

an die Stärkeschicht *(s)*. An den Stengelrippen findet man keine Collenchymstränge; dieselben verschwinden gleichzeitig mit den Bastfaserbündeln. Die Stärkeschicht besteht in unserem Querschnitt aus leeren, durchsichtigen Zellen, die viereckig, braunwandig und in der Tangentialrichtung breiter sind, eine Erscheinung, die in allen Arten dieser Gruppe zu beobachten ist (vgl. Taf. II, Fig. 12). Anfänglich unterscheiden sich die Stärkezellen von den angrenzenden Parenchymzellen nur durch ihren Inhalt. Nachdem sie aber ihr Protoplasma und nachher ihre Stärkekörner eingebüßt haben, verlieren sie auch ihre Teilungsfähigkeit; sie sind nun nicht imstande, dem Wachstum der Parenchymzellen zu folgen. Bei dem Dickenwachstum des Stengels werden nun die ursprünglichen Stärkezellen in der Tangentialrichtung ausgedehnt.

Unter dem geschlossenen Cambiumringe gelangt der Holzring zur Entwicklung; sein äußerer Teil besteht vorwiegend aus Libriformzellen, an der Innenseite beobachtet man breite Holzteile, die zahlreiche, radial angeordnete Gefäße und Tracheiden enthalten. Jeder Holzteil wird von einem schwach ausgebildeten, markständigen Siebteile begleitet.

Denselben anatomischen Bau des Stengels, nur ohne die inneren Siebteile, weisen die übrigen von mir untersuchten Arten der Familie *Campanulaceae* auf. In der Rinde der Art *Jasione montana* findet man am äußeren Rande der Siebteile einen geschlossenen Ring von prosenchymatischen Bastelementen, die für die Familie *Dipsacaceae* charakteristisch sind. Die Arten der Familien *Balsaminaceae* und *Crassulaceae*, in deren Geweben der Turgordruck des schleimartigen Inhaltes einen beträchtlichen Teil der mechanischen Arbeit vollzieht, sind mit schwach angelegten Holzringen versehen. In der Familie *Boraginaceae* beobachtet man dagegen einen stark ausgebildeten Holzring, welcher für die vornehmlich an trockenen Standorten wachsenden Arten unentbehrlich erscheint.

Die Stärkeschicht zeichnet sich in dieser Gruppe durch eine kurze Lebensdauer aus. Nur einige Zentimeter von der Stengelspitze hinab beobachtet man in ihren Zellen Stärkekörner. An tieferen Querschnitten sind die Stärkezellen inhaltsleer und durchsichtig; man erkennt dieselben auch an der

viereckigen Gestalt und der braunen Färbung der Zellwände. So verhalten sich die Stärkezellen in den Familien *Boraginaceae, Gentianaceae, Rubiaceae, Hypericaceae.* In den saftreichen Arten der Familien *Balsaminaceae* und *Crassulaceae* sind die Stärkekörner bis in die untere Stengelhälfte hinab, und zwar noch zur Blütezeit der Pflanzen zu beobachten.

VI. Rückblick auf die anatomischen Verhältnisse im Stengel der Dicotyledonen.

In der großen Mannigfaltigkeit des Stengelbaues der Dicotyledonen lassen sich zwei ausgeprägte Grenztypen unterscheiden. Der einfachste und niedrigste Bautypus besteht darin, daß das mechanische System als ein Sclerenchymring an der Außenseite der Leitbündel, somit im Pericykel, ohne Cambiumtätigkeit angelegt wird. Die Holzteile der ins Grundparenchym eingebetteten Leitbündel, in denen eine mehr oder weniger ausgiebige Cambiumtätigkeit bemerkbar ist, haben für den mechanischen Bau des Stengels kaum einen erheblichen Wert, da in denselben das mechanische Gewebe schwach ausgebildet wird.

In diesen Typus gehören folgende Familien: *Ranunculaceae, Papaveraceae, Fumariaceae, Caryophyllaceae, Alsinaceae, Geraniaceae, Primulaceae, Plantaginaceae.*

Der zweite Bautypus kennzeichnet sich durch Ausbildung eines starken Holzringes unter Cambiumtätigkeit, wobei kein Sclerenchymring, keine Bastbündel, nicht einmal Collenchymbündel angelegt werden. In diesem Bautypus wird das mechanische Gewebe auf die Innenseite des Cambiumringes verlegt. Hierher gehören die Familien: *Campanulaceae, Balsaminaceae, Boraginaceae, Gentianaceae, Rubiaceae, Hypericaceae.*

Man ersieht aus den angeführten Familien, daß die in der Systematik übliche Einteilung der Dicotyledonen in zwei Unterklassen *Eleuteropetalae* und *Sympetalae* im anatomischen Bau des Stengels keine Begründung findet.

Was die Übergangsformen anbetrifft, sind dieselben zahlreich und verschiedenartig. In selteneren Fällen sind die zwei Gewebesysteme — Sclerenchymring und Holzring — gleichzeitig ausgebildet, wie in den Familien *Polygonaceae* und

Rumiceae. Zumeist werden die Bastbündel in früheren Entwicklungsstadien des Stengels als der Holzring ausgebildet: sie vertreten somit in jungem Alter das mechanische System, welches später ausschließlich aus dem Holzringe besteht. Diesen Stengelbau beobachtet man in den Familien *Rosaceae, Pomaceae, Cupuliferae, Tiliaceae, Malvaceae.* In vielen Familien dagegen sind die Bastbündel in Rückbildung begriffen; dann werden dieselben zu spät ausgebildet, als daß sie als mechanisches Gewebe funktionieren könnten, nämlich zur Zeit, als der Holzring schon stark angelegt ist. Hierher gehören die Familien *Onagraceae, Lythraceae, Solanaceae, Scrophulariaceae, Labiatae.*

Die Verteilung der Stärkezellen im Rindenparenchym steht mit der Gruppierung der Bastfaserbündel im innigen Zusammenhange. Die Stärkezellen begleiten einzelne Bastbündel, wie in den Gattungen *Thesium, Rumex, Trifolium,* oder sie umgeben ganze Gefäßbündel, wenn dieselben mit Sclerenchymscheiden versehen sind, z. B. bei *Caltha palustris, Ficaria ranuncoloides.* Sind die Bastbündel näher aneinandergerückt, so vereinigen sich die Stärkezellen zu einem geschlossenen Ringe. In denjenigen Arten, deren Bastfasergruppen einen Sclerenchymring bilden oder in deren Rinde ein Festigungsring angelegt wird, entsteht aus den Stärkezellen eine geschlossene Stärkeschicht. Dieselbe ist in den meisten Arten nur eine Zellage stark. Schließlich erscheint die Stärkeschicht am äußeren Rande der Siebteile derjenigen Arten, welche keine Bastbündel anlegen. Es wurde schon an vielen Stellen hervorgehoben, daß die Stärkezellen mit der Entwicklung der Bastbündel in enger Beziehung stehen; welche physiologische Bedeutung den Stärkezellen in der letzteren Verteilung zukommt, erhellt aus den Versuchen, die im folgenden Abschnitt erörtert werden.

VII. Versuche.

Bei den Versuchen, die ich mit zahlreichen Pflanzenarten behufs Ermittlung der physiologischen Bedeutung der Stärkezellen angestellt habe, war ich von dem Gedanken geleitet, im normalen Entwicklungslaufe, respektive Auszehrungslaufe der Stärkezellen Veränderungen hervorzurufen und dadurch einen

Grund zur Beurteilung der Wechselbeziehung derselben zu den benachbarten Geweben zu erhalten. Es war nämlich zu gewärtigen, daß gleichzeitig mit den Veränderungen im Inhalte der Stärkezellen auch in den angrenzenden Geweben gewisse Abweichungen vom normalen Entwicklungslaufe zutage treten werden; die Ermittlung des funktionellen Wertes der Stärkezellen wäre hiermit eingeleitet. Zu diesem Behufe habe ich verschiedene Versuche angestellt: die Sprosse wurden entgipfelt, entblättert oder der Stengel mit Stanniol umgeben, um in dem Rindenparenchym die Kohlensäureassimilation hintanzuhalten. Ich bediente mich dabei der Vergleichsmethode: vor jedem Versuche wurden immer zwei gleich stark entwickelte Sprosse ausgewählt; an einem derselben wurden die angegebenen Veränderungen vorgenommen, der andere wurde unversehrt dem weiteren Wachstum belassen. Nach einigen Tagen wurden beide Sprosse abgeschnitten und gewisse Zeit im Alkohol aufbewahrt. Nachher wurden Längs- und Querschnitte aus gleichen Höhen hergestellt und unter dem Mikroskop verglichen. Aus dem Vergleiche ergab sich nun, ob und welche Veränderungen im Inhalte der Stärkezellen und in den angrenzenden Geweben sich eingestellt haben.

Bemerkenswerte, mitunter sogar sehr auffallende Veränderungen beobachtete ich in den Geweben der untersuchten Stengel nur in den Fällen, wenn der Stengel zuvor entblättert oder mit Stanniol umgeben war. Dekapitierte Stengel wiesen in ihren Geweben keine besonderen Veränderungen auf. Es ist aber hervorzuheben, daß auch während der Versuche mit entlaubten oder mit Stanniol umgebenen Stengeln in gewissen Fällen sehr auffallende Veränderungen zum Vorschein kamen, in anderen dagegen sich die Pflanzensprosse passiv verhielten. Durch eine Reihe von Versuchen, die ich mit sehr mannigfachen Pflanzenarten angestellt habe, gelang es mir, die Ursache dieses Verhaltens näher kennen zu lernen. Es hat sich nämlich herausgestellt, daß sogar Sprosse derselben Art nicht in jedem Entwicklungsstadium sich für derartige Versuche eignen. So erhält man bei Versuchen, die mit blütentragenden oder fruchttragenden Sprossen angestellt wurden, keine positiven Resultate, weil das Wachstum des Stengels in dieser Zeit beinahe

abgeschlossen ist; die anatomischen Veränderungen im Stengelbau sind in diesen Entwicklungsstadien sehr gering und unauffallend. Dies gilt besonders für krautartige Pflanzenarten mit reichblütigen Blütenständen, bei deren Ausbildung das Wachstum des Stengels aufhört. Aus diesem Grunde wählte ich für meine Versuche vorwiegend noch blütenlose Sprosse.

Was die Art der Pflanzen anbetrifft, mit welchen die Versuche anzustellen sind, muß ich noch bemerken, daß Stauden mit stark ausgebildeten Knollen, Zwiebeln und Wurzelstöcken für derartige Versuche nicht geeignet sind. Ebensowenig sind Versuche an strauch- oder baumartigen Pflanzen zu empfehlen. Die Sprosse, mit welchen Versuche angestellt werden, erhalten in diesen Fällen aus den Knollen, Wurzelstöcken oder aus benachbarten Sprossen so reichliche Nahrung, daß die zu erwartenden Veränderungen kaum wahrzunehmen sind. Das günstigste Material für Versuche auf Stärkezellen bieten Kräuter mit gleichmäßig am Stengel verteilten Blättern — ohne Blattrosette — sowie ausdauernde krautige Arten ohne Knollen und Wurzelstöcke, oder wenigstens mit schwach ausgebildeten unterirdischen Sprossen.

Schließlich muß ich mit Nachdruck betonen, daß die untersuchten Sprosse im ausgiebigen Wachstum begriffen sein müssen, wenn der Versuch nicht fehlschlagen soll. Deswegen gelingen derartige Versuche nur im Frühjahr. Bei der schwachen Beleuchtung in den Herbst- oder Wintertagen, bei bewölktem Himmel, ist die Neubildung von plastischen Stoffen im Chlorophyllparenchym so eingeschränkt, daß das Wachstum der Sprosse beinahe eingestellt ist. Alle Versuche, die ich im Herbst und im Winter angestellt habe, verliefen resultatlos.

Ich habe bei der Erörterung des Entwicklungslaufes der Stärkezellen (Abschnitt II) hervorgehoben, daß den typischen Stärkezellen beim Wachstum des Stengels ihr Inhalt nach und nach entzogen wird, so daß dieselben schließlich leer und durchsichtig werden. Durch gewisse äußere Eingriffe läßt sich diese Auszehrung des Zellinhaltes beschleunigen oder verzögern. Im ersteren Falle büßen die Stärkezellen sehr rasch ihren Inhalt ein; sie besitzen somit keine Stärkekörner in denjenigen Stengelpartien, in welchen ein normaler Sproß noch zahlreiche Stärke-

körner aufweist. Bei der Verzögerung des Auszehrungslaufes sind die Stärkekörner und die Stärkezellen noch in den Querschnitten zu finden, die aus Stengelteilen hergestellt sind, welche im normalen Sprosse keine Spur mehr von Stärkezellen aufweisen.

A. Versuche, durch welche der Auszehrungslauf der Stärkezellen beschleunigt wird.

Erster Versuch.

Ein im Freien wachsendes Exemplar von *Geranium pusillum* wurde in den Topf eingepflanzt und, nachdem es sich eingewurzelt hat, dem Versuch unterzogen. Es wurden an ihm zwei junge Sprosse ausgewählt, der Stengel des einen wurde mit Stanniolstreifen derart umwunden, daß der Lichtzutritt völlig ausgeschlossen war; nur die Blätter konnten assimilieren. Der andere Sproß wurde unversehrt im weiteren Wachstum belassen. Der Versuch dauerte 10 Tage.

Die in dieser Zeit durch das Längenwachstum entblößten Stengelteile wurden sorgfältig mit neuen Stanniolstreifen überdeckt. Nach Verlauf von 10 Tagen wurden beide Sprosse abgeschnitten, in Alkohol gelegt und nachher untersucht. Der Stengel weist bei *Geranium pusillum* keinen geschlossenen Holzring auf: fünf größere und fünf kleinere Leitbündel stehen abwechselnd ins Grundparenchym eingebettet (Taf. III, Fig. 10) und lehnen sich mit ihren Siebteilen an den im Pericykel ausgebildeten Festigungsring *(c)* an. Das Chlorophyllparenchym *(b)* ist im normalen Sprosse vom Festigungsringe durch eine zweizellige Stärkeschicht getrennt. Die von oben nach unten aufeinanderfolgenden Querschnitte weisen erst in denjenigen Stengelteilen einen augenfälligen Unterschied auf, in denen der Festigungsring aus verholzten Bastfasern besteht.

Der Querschnitt des Stengels, der während des Versuches mit Stanniol umgeben war, hat durch Hintanhaltung des Assimilationsprozesses nicht nur alle Stärkekörner der Stärkeschicht eingebüßt, auch das Chlorophyllgrün ist verschwunden (Taf. III, Fig. 11). Der Festigungsring besteht aus dünnwandigen Elementen *(c)*, die sich unter Jodeinwirkung blaßgelb färben

Die Anzahl der Stärkekörner an der Innenseite des Festigungsringes *(s_1)* ist sehr gering. Am Querschnitte des in normalen Verhältnissen wachsenden Sprosses findet man unter der Epidermis eine vier Zellen starke Schicht von Chlorophyllparenchym; darunter eine Stärkeschicht (Taf. III, Fig. 10, *s*), deren Stärkekörner sich durch ihre Größe auszeichnen. Der Festigungsring, der an die Stärkeschicht angrenzt *(c)*, enthält verholzte, dickwandige Elemente, die mit Jodtinktur braun gefärbt werden. Die Parenchymzellen, die an der Innenseite des Festigungsringes zwischen den Leitbündeln liegen, sind mit Stärkekörnern dicht gefüllt *(s_1)*.

Die schwache Ausbildung der Elemente des Festigungsringes im Pericykel des mit Stanniol umgebenen Stengels beweist, daß erstens die plastischen Stoffe des Chlorophyllparenchyms der Rinde sich am Aufbau dieses Ringes beteiligen. Durch Ausschluß des Assimilationsprozesses während des Versuches werden nämlich im Rindenparenchym keine plastischen Stoffe neugebildet. Nachdem die zuvor gebildeten verbraucht worden sind, hört weitere Lieferung derselben auf. Dadurch wird zwar das Wachstum des Festigungsringes nicht eingestellt, da seine Elemente einen Teil ihrer Baustoffe aus den Blättern, somit von den Siebteilen *(s_1)* erhalten, es wird aber im hohen Grad eingeschränkt. Beim Verbrauch der plastischen Stoffe des Rindenparenchyms durch den im Wachstum begriffenen Festigungsring wird den innersten Zellen des Rindenparenchyms zuerst ihr Inhalt entzogen, wodurch zweitens eine anhaltende Strömung der plastischen Stoffe von den äußeren in die inneren Zellen stattfindet. Die innersten Zellen des Rindenparenchyms büßen dabei zuerst ihre Proteinstoffe ein; die Kohlenwasserstoffe werden in der Gestalt von Stärkekörnern in diesen Zellen ausgeschieden und bilden die Stärkeschicht.

Bei unzureichender Lieferung der plastischen Stoffe seitens des Chlorophyllparenchyms der Rinde — in den mit Stanniol umgebenen Stengeln ist dies der Fall — werden auch drittens die Stärkekörner der innersten Zellen, die dem Festigungsring am nächsten stehen, aufgelöst und resorbiert.

Zweiter Versuch.

An einer im Freien wachsenden Pflanze, *Geranium pratense,* deren anatomischer Stengelbau mit dem der vorhergehenden Art beinahe übereinstimmt, wurden zwei junge Sprosse von gleicher Entwicklung ausgewählt, der eine entblättert, der andere unversehrt im weiteren Wachstum belassen. Nach 12 Tagen wurden beide abgeschnitten und untersucht. Der unversehrte Sproß wies sowohl in der Stärkeschicht als auch an der Innenseite des Festigungsringes (s_1) zahlreiche große Stärkekörner auf. Im entlaubten Stengel waren weder in der Stärkeschicht (*s*) noch im Parenchym an der Innenseite des Festigungsringes (Taf. III, Fig. 12) keine Stärkekörner zu finden. Die Elemente des Festigungsringes waren dabei dünnwandig und schwach entwickelt.

Der Mangel an Stärkekörnern an der Innenseite des Festigungsringes im entblätterten Stengel liefert den Beweis, daß diese Stärkekörner in den Blättern ihren Ursprung haben. Die äußeren Stärkezellen (*s*) haben dabei auch ihre Stärke eingebüßt, da mangels an Nahrungszufluß aus den Blättern der Festigungsring lediglich auf die plastischen Stoffe der Rinde angewiesen war und dieselben den inneren Parenchymzellen völlig entzogen hat.

Aus den erörterten zwei Versuchen ergibt sich, daß bei jeder Herabsetzung der Produktion von plastischen Stoffen — sei es in den Blättern, sei es im Chlorophyllparenchym der Rinde —, die sich am Aufbau des mechanischen Gewebes im Stengel beteiligen, der Inhalt der Stärkezellen ausgezehrt wird, ihr Abzehrungslauf wird somit dadurch beschleunigt.

Dritter Versuch.

Die Arten der Gattung *Geranium* kennzeichnen sich dadurch, daß das mechanische System ihres Stengels nur aus einem Festigungsring im Pericykel besteht; die Leitbündel stehen einzeln im Grundparenchym und können nur als Leitungswege angesehen werden. Der Stengelbau der meisten Dicotyledonen, besonders aber der aus der Unterklasse *Sympetalae,* weist dagegen einen unter Cambiumtätigkeit aus-

gebildeten Holzring auf, der von einem geschlossenen Ringe von Siebteilen umgeben ist. Die Stärkeschicht erscheint in diesen Pflanzenarten am Umfange des Siebbündelringes. Daß die plastischen Stoffe des Rindenparenchyms auch bei diesem Stengelbau sich am Aufbau des Holzringes beteiligen, ergibt sich aus folgendem Versuche.

Ich habe zwei junge, im Freien wachsende knospentragende Sprosse von *Veronica Teucrium* ausgewählt, den einen entblättert, den anderen unversehrt belassen. Nach Verlauf von 10 Tagen habe ich beide Sprosse abgeschnitten, in Alkohol aufbewahrt und nach einigen Tagen untersucht. Hier muß ich bemerken, daß die zu vergleichenden Quer- und Längsschnitte nicht aus gleicher Höhe genommen werden dürfen, da die zu Anfang des Versuches gleich hohen Sprosse sich nach dem Versuch erheblich unterscheiden; der entblätterte Sproß wächst sehr langsam und ist nach dem Versuche kürzer als der normale Sproß. Man muß daher beim Vergleiche Querschnitte, die aus analogen Internodien hergestellt wurden, verwenden.

Die obersten Querschnitte weisen keine wesentlichen Unterschiede auf. Je tiefer man aber herabsteigt, um so merklicher wird der Unterschied im anatomischen Bau der Stengel überhaupt und der Stärkezellen im besonderen. Auf Taf. III, Fig. 3, ist der Querschnitt aus dem mittleren Dritteil des entlaubten Stengels, auf Fig. 4 derselbe aus normalem Stengel dargestellt. Das kleinzellige Chlorophyllparenchym des entblätterten Stengels ist reicher an Chlorophyllkörpern, weist aber ebenso wie die Stärkezellen (Fig. 3, *s*) keine Stärkekörner auf, welche in diesen Geweben des normalen Stengels (Fig. 4) reichlich vorkommen. Der Holzring des normalen Stengels besteht in seinem äußeren Teile beinahe ausschließlich aus Holzparenchym, dessen Zellwände stark verholzt sind; den dünnwandigen Holzring des entlaubten Stengels (Fig. 3, *c*) durchsetzen dagegen zahlreiche Gefäße.

Wenn man bedenkt, daß sich am Wachstum des Holzringes die im Chlorophyllparenchym der Blätter und in der primären Rinde des Stengels gebildeten plastischen Stoffe beteiligen, sieht man an diesen zwei Querschnitten, welche

Unterschiede in der Entwicklung des Stengels der Mangel an Blättern hervorruft. Die im Wachstum begriffenen Gewebearten des Stengels sind in einem entblätterten Sprosse lediglich auf die im Chlorophyllparenchym der Rinde neugebildeten Baustoffe angewiesen. Infolge der größeren Inanspruchnahme wird dem Chlorophyllparenchym der Rinde alle Stärke entzogen; die am nächsten liegende Schicht aus Stärkezellen büßt dabei ihren ganzen Inhalt ein.

Die Auszehrung der plastischen Stoffe der Rinde im entblätterten Stengel liefert den Beweis, daß auch im belaubten Sprosse die plastischen Stoffe der Rinde dem Holzring in radialer Richtung zugeleitet werden. Die Stärkeschicht, die an und für sich eine Erscheinung der begonnenen Auszehrung bildet, wird auch im normalen Sprosse in späteren Entwicklungsstufen entleert. Durch die Entlaubung des Stengels wurde somit der Auszehrungsprozeß, der in den Parenchymzellen der Rinde gewöhnlich langsam vor sich geht, bedeutend beschleunigt.

Wie in vorhergehenden Versuchen, genügt das Quantum der im Rindenparenchym neugebildeten plastischen Stoffe nicht zur normalen Ausbildung des Holzringes: seine Elemente sind dünnwandig, nicht verholzt und verbrauchen bei ihrem Wachstum alle Stärkekörner, die im Markparenchym (Taf. III, Fig. 4, s_1) des normalen Sprosses reichlich vorhanden sind.

B. Versuche, durch welche der Auszehrungsprozeß verzögert wird.

Vierter Versuch.

An einem im Freien wachsenden Exemplar von *Veronica Teucrium* wurden zwei Sprosse von gleicher Entwicklung gewählt; der Stengel des einen Sprosses wurde mit Stanniolstreifen umwunden, der des zweiten frei belassen. Der mit Stanniol umgebene Stengel weist ein rascheres Längenwachstum auf; die dabei bloßgelegten Stengelteile wurden sorgfältig mit neuen Stanniolstreifen überdeckt. Nach Verlauf von 12 Tagen wurden beide Sprosse abgeschnitten, einige Tage in Alkohol aufbewahrt und nachher untersucht.

Die aus analogen Internodien hergestellten Querschnitte zeigen schon im oberen Drittel des Stengels merkliche Unterschiede im anatomischen Bau. Der Querschnitt, der aus dem mittleren Drittel des frei wachsenden Stengels hergestellt ist, zeigt ein stark ausgebildetes Chlorophyllparenchym (Taf. III, Fig. 2, *b*), welches vom Siebbündelringe durch leere Zellen der ursprünglichen Stärkeschicht *(s)* getrennt ist. Unter dem Cambiumringe befindet sich ein in seinem äußeren Teile aus dickwandigem Holzparenchym bestehender Holzring, dessen Innenseite zahlreiche Gefäße und Tracheiden auszeichnen.

Einen ganz anderen Anblick bietet der analoge Querschnitt des mit Stanniol umgebenen Stengels. Das aus großen, blassen Zellen zusammengesetzte Rindenparenchym (Taf. III, Fig. 1, *b*) weist weder Chlorophyllkörper noch Stärkekörner auf. Die großen Stärkezellen *(s)* enthalten dagegen zahlreiche Stärkekörner. Der Holzring besteht in seinem äußeren Teile aus Holzprosenchymelementen, deren Zellwände nicht verholzt und collenchymatisch geschwollen erscheinen. Der innere Teil des Holzringes, der vor dem Versuch ausgebildet war *(n)*, entspricht in seinem anatomischen Bau vollkommen dem Holzringe des normalen Sprosses. Aus dem Vergleiche der Holzringe des normalen und des mit Stanniol umgebenen Stengels erhellt, daß die plastischen Stoffe des Rindenparenchyms sich am Aufbau des Holzringes beteiligen, da die Hintanhaltung des Assimilationsprozesses im Rindenparenchym einen schwächeren Bau des äußeren Teiles des Holzringes hervorruft. Diese Erscheinung bestätigt die Folgerungen, welche bei vorhergehenden Versuchen gemacht wurden, daß eine andauernde Strömung von Baustoffen aus der Rinde in den Holzring stattfindet. Warum die Stärkezellen des mit Stanniol umgebenen Stengels bei diesem Versuche Stärkekörner enthalten, die in den Zellen des normalen Sprosses verschwunden sind, erhellt aus folgendem Versuche.

Fünfter Versuch.

Ein im Freien aufgewachsenes Exemplar von *Silene Otites* wurde in den Topf eingepflanzt. Nachdem es sich eingewurzelt hat, wurden an ihm zwei junge Sprosse von gleicher Entwick-

lung gewählt, der Stengel des einen mit Stanniol umgeben, der des anderen frei belassen. Nach 12 Tagen wurden beide Stengel abgeschnitten und untersucht.

Der normale Stengel enthält im mittleren Drittel (Taf. III, Fig. 6) in der Rinde kleinzelliges Chlorophyllparenchym *(b)*, welches unmittelbar an den stark ausgebildeten Festigungsring anstößt. Die Elemente des Festigungsringes *(c)*, der stark ausgebildet ist, sind verholzt und umschließen völlig die Siebteile der Leitbündel. Im Stengel, der mit Stanniol umgeben war, beobachtet man große, chlorophyllfreie Zellen im Rindenparenchym (Taf. III, Fig. 5, *b*); der Festigungsring *(c)* ist nur drei Zellen stark, seine Elemente erscheinen dünnwandig, nicht verholzt; der innere Rand des Festigungsringes ist von den Siebteilen weit entfernt. Am Umfange des Festigungsringes findet man eine geschlossene Reihe von Stärkezellen *(s)*.

Bei diesem Versuch ist die letztere Erscheinung auffallend; am äußeren Rande des Festigungsringes tritt eine Stärkeschicht auf, welche im normalen Sprosse nicht vorkommt; bei analogem Versuche mit *Geranium pusillum* (erster Versuch) büßten sogar die Stärkezellen des mit Stanniol umgebenen Stengels ihre Stärkekörner in jüngerem Alter des Stengels ein als im normalen Sprosse.

Zur Erklärung dieser Erscheinung muß ich bemerken, daß die Stärkeschicht in der Rinde von *Silene Otites* nur in ganz jungem Alter Stärkekörner enthält; schon einige Zentimeter unter der Stengelspitze sind die Stärkezellen inhaltsleer. Wird nun ein Stengel mit Stanniol umgeben, so wächst er rasch in die Länge; der Festigungsring wird aber nur schwach ausgebildet, da nach Auszehrung des Zellinhaltes im Rindenparenchym keine plastischen Stoffe neugebildet werden. Die Auszehrung des Rindenparenchyms geht sogar so weit, daß den völlig ausgezehrten Zellen aus den Siebteilen Nährstoffe zuströmen, welche durch die dünnwandigen Elemente des Festigungsringes passieren können. Die Stärkeschicht eines mit Stanniol umgebenen Stengels von *Silene Otites* enthält deswegen Stärkekörner in älteren Stengelteilen als im normalen Stengel. Die ausgezehrten Zellen erhalten somit ihre Stärke sowohl bei *Silene Otites* als auch bei *Veronica Teucrium*

(vorhergehender Versuch) von den Siebteilen der Leitbündel. In diesen beiden Versuchen entsteht im Stengel ein Strom von plastischen Stoffen, welcher von innen nach außen gerichtet ist, daher der Strömung im normalen Stengel entgegenläuft. Diese Umkehrung des Stromes ist aber nur in denjenigen Pflanzenarten möglich, in denen kein Bastring vorkommt, wie bei *Veronica Teucrium*, oder ein sehr schwacher, nicht verholzter Festigungsring vorhanden ist, wie bei *Silene Otites*, wenn der Stengel längere Zeit hindurch mit Stanniol umgeben war. Besteht dagegen der Festigungsring aus mehreren Schichten, wie bei *Geranium pusillum* (erster Versuch), so werden die plastischen Stoffe nach außen nicht durchgelassen; die Stärkeschicht ist dann inhaltsleer.

Die Versuche 4 und 5 liefern den Beweis, daß man durch äußere Eingriffe die Entleerung der Stärkezellen verzögern kann.

Ich will noch der Versuche erwähnen, die ich mit jungen Sprossen von *Thalictrum minus* angestellt habe; die dabei beobachteten Veränderungen sind den Erscheinungen in vorhergehenden Versuchen analog. Taf. III, Fig. 7, zeigt den Querschnitt eines normalen Stengels. Auf Fig. 8 ist der Querschnitt eines Stengels abgebildet, der 12 Tage lang mit Stanniol umgeben war. Fig. 9 stellt den Querschnitt eines entblätterten Stengels dar.

Die geschilderten Versuche, bei denen die Auszehrung der Stärkezellen bald beschleunigt, bald verzögert wird, habe ich wiederholt mit zahlreichen Arten der Dicotyledonenklasse angestellt. Ich muß aber mit Nachdruck betonen, daß zweckmäßige Erfolge nur bei denjenigen Versuchen erzielt werden können, die mit jungen, in ausgiebigem Wachstum begriffenen Sprossen angestellt werden.

VIII. Ergebnisse.

Es wurde bei der Erörterung der Veränderungen, die an der Stärkeschicht der meisten Arten zu beobachten sind, hervorgehoben, daß die Stärkezellen in älteren Stengelpartien inhaltsleer und durchsichtig sind (II. Abschnitt). Die Verteilung der Stärkezellen in der Rinde der Dicotyledonen — sie lehnen sich

immer an die Bastfasergruppen oder an den Festigungsring an — läßt vermuten, daß sie mit dem Wachstumsprozeß des mechanischen Gewebes in Wechselbeziehung stehen, zumal sie beim Abschluß des Wachstums ihren Inhalt verlieren.

Einen tieferen Einblick in die Ursachen des Auftretens und der Veränderungen im Inhalte der Stärkezellen gewinnt man aber erst durch geeignete Versuche (VII. Abschnitt). Aus denselben ergibt sich, daß die plastischen Stoffe, die im Chlorophyllparenchym der Rinde gebildet werden, als Baustoffe beim Wachstum des mechanischen Gewebes, wie der Bastfasergruppen, des Festigungsringes und des Holzringes, Verwendung finden (vgl. Versuch 1, 2, 3), daß sie somit den Parenchymzellen der inneren Rinde entzogen werden. Die innersten Parenchymzellen der Rinde sind dadurch einer andauernden Auszehrung ausgesetzt; sie büßen dabei zuerst ihre Proteinstoffe ein, die Kohlenhydrate werden als Stärkekörner ausgeschieden. Dieselben sind nicht imstande, im ausgezehrten und verdünnten Zellinhalte zu schweben: sie sinken deswegen auf die unterste Zellwand. Es sind dies die viel besprochenen labilen Stärkekörner (Taf. II, Fig. 8). Schließlich werden aber nach Verbrauch der Proteinstoffe auch die Stärkekörner aufgelöst und resorbiert. Die Stärkezellen erscheinen dann inhaltsleer und durchsichtig. Von dieser Zeit an sterben sie langsam ab.

Bei der Auszehrung der Stärkezellen muß selbstverständlich vorausgesetzt werden, daß die Lieferung der plastischen Stoffe seitens des Chlorophyllparenchyms der Rinde geringer ist als die Inanspruchnahme derselben. Dies ist auch in den meisten Arten der Dicotyledonenklasse der Fall. Es gibt dennoch einzelne Arten, ja sogar ganze Pflanzenfamilien, in deren Rinde das Chlorophyllparenchym so mächtig ausgebildet ist, daß die in demselben neugebildeten Stoffe den Verbrauch völlig decken.

In diesen Pflanzenarten kommt es nie zur Auszehrung der inneren Parenchymzellen der Rinde: die Stärkezellen sind in der Rinde auch in jüngsten Entwicklungsstadien nicht zu finden (vgl. IV. Abschnitt, *c*).

Das Vorkommen von Stärkezellen in der Rinde bildet somit eine Erscheinung, welche mit dem Wachstum des

Stengels im engen Zusammenhange steht. Die Stärkezellen treten in den Arten, die im Pericykel Bastfasergruppen oder einen Festigungsring anlegen, an der Außenseite derselben auf; in den Arten dagegen, deren Rinde keine Bastelemente aufweist, lehnen sich dieselben an den Siebbündelring an. Daß ihr Zellinhalt auch in dem letzteren Falle zum Aufbau des Holzringes verwendet wird, erhellt aus dem Versuch 3.

Aus demselben Grunde werden die Stärkekörner in den Parenchymzellen der Rinde ausgeschieden, welche an ein in Bildung begriffenes Periderm angrenzen, eine Erscheinung, die bei der Beschreibung des anatomischen Baues der Arten der Familien *Onagraceae* und *Solanaceae* eingehend erörtert wurde (V. Abschnitt, 5. Gruppe).

In den Stengeln, deren Leitbündel einzeln verlaufen, das mechanische System aber aus einem Festigungsring besteht, werden dem Festigungsringe nicht nur von außen, vom Chlorophyllparenchym der Rinde, sondern auch von innen, von den Siebteilen, Baustoffe zugeleitet. Dabei erscheinen Stärkezellen auch an der Innenseite des Festigungsringes (Taf. III, Fig. 7, 10, s_1). Daß die Stärkekörner dieser Zellen in den Blättern ihren Ursprung haben, geht aus dem zweiten Versuche hervor.

Die erwiesene Wechselbeziehung des Vorkommens der Stärkezellen der Rinde nicht nur mit dem Wachstum des Holzgewebes, sondern auch mit dem des Periderms, besonders aber der Mangel derselben bei starker Entwicklung des Chlorophyllgewebes in einigen Familien der Dicotyledonenklasse und in den meisten der Monocotyledonenklasse sprechen gegen die Annahme der den labilen Stärkekörnern zugeschriebenen Funktion bei den geotropischen Erscheinungen im Stengel der Dicotyledonen. Näheres darüber siehe Einleitung.

Erklärung der Abbildungen.

---

a Collenchymbündel, *b* Chlorophyllparenchym, *c* Sclerenchymring, *d* Bastbündel, *k* Korkgewebe, *m* Cambium, *l* Libriform, *n* Mestom, *f* Fellogen, *s* Stärkeschicht.

Tafel I.

1. *Polygonum aviculare,* Querschnitt durch den mittleren Teil eines blütentragenden Stengels.
2. *Polygonum bistorta,* Querschnitt durch den unteren Teil eines blütentragenden Stengels.
3. *Rumex Acetosa,* Querschnitt durch den mittleren Teil eines blütentragenden Stengels.
4. *Ranunculus bulbosus,* Querschnitt durch einen jungen Knospenstiel.
5. *Ranunculus lanuginosus,* Querschnitt durch einen jungen Stengel.
6. *Caltha palustris,* Querschnitt durch einen jungen Knospenstiel.
7. *Caltha palustris,* Querschnitt durch den unteren Teil eines fruchttragenden Stengels.
8. *Pulsatilla pratensis,* Querschnitt durch den Fruchtstiel.
9. *Papaver dubium,* Querschnitt durch einen fruchttragenden Stengel.
10. *Aconitum Napellus,* Querschnitt durch den oberen Teil eines blütentragenden Stengels.
11. *Isopyrum thalictroides,* Querschnitt durch einen fruchttragenden Stengel.
12. *Dicentra spectabilis,* Querschnitt durch einen alten Stengel.

Tafel II.

1. *Coronaria flos cuculi,* Querschnitt durch den unteren Teil eines blütentragenden Stengels.
2. *Crataegus Oxyacantha,* Querschnitt durch einen einjährigen Stengel.
3. *Agrimonia Eupatoria,* Querschnitt durch einen blütentragenden Stengel.
4. *Caltha palustris,* Querschnitt durch den mittleren Teil eines jungen Stengels.
5. *Tilia cordata,* Querschnitt durch den zweijährigen Stengel.
6. *Serratula tinctoria,* Querschnitt durch einen alten Stengel.
7. *Trifolium incarnatum,* Querschnitt durch einen jungen Stengel.
8. *Veronica spicata,* Längsschnitt durch den mittleren Teil eines blütentragenden Stengels.
9. *Solanum Dulcamara,* Querschnitt durch den älteren Teil eines jungen Stengels.

10. *Capsella Bursa pastoris,* Querschnitt durch den unteren Teil eines blütentragenden Stengels.
11. *Epilobium angustifolium,* Querschnitt durch den knospentragenden Stengel, 12 *cm* unter der Spitze.
12. *Galium verum,* Querschnitt durch den fruchttragenden Stengel.

Tafel III.

1. *Veronica Teucrium,* Querschnitt durch den mittleren Teil eines jungen Stengels, der 12 Tage lang mit Stanniol umgeben war.
2. *Veronica Teucrium,* analoger Querschnitt durch den Stengel eines in normalen Verhältnissen wachsenden Sprosses.
3. *Veronica Teucrium,* Querschnitt durch den mittleren Teil des Stengels, der 10 Tage lang entblättert gewachsen war.
4. *Veronica Teucrium,* analoger Querschnitt durch den Stengel eines in normalen Verhältnissen wachsenden Sprosses.
5. *Silene Otites,* Querschnitt durch den mittleren Teil eines jungen Stengels, der 12 Tage lang mit Stanniol umgeben war.
6. *Silene Otites,* analoger Querschnitt durch den normalen Stengel.
7. *Thalictrum minus,* Querschnitt durch das oberste Internodium eines jungen Sprosses.
8. *Thalictrum minus,* analoger Querschnitt durch den 12 Tage lang mit Stanniol umgebenen Stengel.
9. *Thalictrum minus,* analoger Querschnitt durch den entblätterten Stengel.
10. *Geranium pusillum,* Querschnitt durch einen jungen Stengel.
11. *Geranium pusillum,* analoger Querschnitt durch den Stengel, der 10 Tage lang mit Stanniol umgeben war.
12. *Geranium pratense,* Querschnitt durch den Stengel, der 12 Tage lang entblättert war.

Inhaltsübersicht.